studium integrale journal

Hubble Space Telescope

Ursprung der Wale

Carnivorie durch Mikroevolution?

Ging „Lucy" doch nicht aufrecht?

Schnelle Artbildung

Die Erde hat „Geburtstag"

3. Jg., Heft 1 Februar 1996

Eine zentrale Frage zur Evolution des Menschen:

Wie entstand der aufrechte Gang?

Michael Brandt:
Der Ursprung des aufrechten Ganges.
Zur Fortbewegung der plio-pleistozänen Hominiden.
Neuhausen: Hänssler, 1995.
168 S., 123 Abb., 13 Tab.,
Format 16,5 x 24cm,
DM 29,95.
ISBN 3-7751-2357-1

Die Entstehung des zweibeinigen Ganges ist ein Kernstück in allen Theorien zur Evolution des Menschen. Als wichtiges Bindeglied zwischen Menschenaffen und Menschen gilt *Australopithecus*. Diese Fossilform zeigt neben zahlreichen großaffenähnlichen Merkmalen auch Anpassungen an den zweibeinigen Gang. Das Fortbewegungsrepertoire von *Australopithecus* wird allerdings kontrovers diskutiert. Das *Homo habilis* zugeordnete postcranielle Skelettmaterial weist Beziehungen teilweise zu *Homo*, aber auch zu *Australopithecus* auf.

Michael Brandt präsentiert eine Gesamtdarstellung des gegenwärtigen Wissens über die Fortbewegung der frühen Hominiden (Menschenartigen). Er weist nach, daß entgegen der verbreiteten Sichtweise das unter den Primaten einmalige Fortbewegungs-repertoire der Australopithecinen dem des Menschen nicht besonders ähnlich ist.

Erhältlich im Buchhandel oder bei:
Studiengemeinschaft Wort & Wissen,
Rosenbergweg 29, 72270 Baiersbronn,
Telefon (0 74 42) 8 10 06, Fax (0 74 42) 8 10 08

Dipl.-Biol. Klaus Neuhaus
Rotkreuzstraße 39
85354 Freising
Tel. 08161/96045

IMPRESSUM

Herausgeber:
Studiengemeinschaft Wort und Wissen e.V.,
Rosenbergweg 29, D–72270 Baiersbronn,
Tel. (0 74 42) 8 10 06, Fax (0 74 42) 8 10 08

Redaktion:
Dr. Harald Binder, Konstanz
Dr. Thomas Fritzsche, Göttingen
Dr. Reinhard Junker, Baiersbronn

Korrespondenzadresse:
Dr. Reinhard Junker, Rosenbergweg 29,
D–72270 Baiersbronn

Graphik/Design:
Regine Tholen AGD, Hüttenberg

Druck und Bindung:
Jaspis Druck Augsburg

Erscheinungsweise und Bezugsbedingungen:
Die Zeitschrift erscheint zweimal jährlich. Jahresbezugspreis DM 29,50; für Studenten DM 19,50; Preise **inkl.** Versandkosten und MwSt. Auslandspreise auf Anfrage. Einzelhefte: DM 15,– (zzgl. Versandkosten). **Bestellungen** richten Sie an den Herausgeber. Das Abonnement kann mit einer Frist von drei Monaten zum Jahresende gekündigt werden. Die Kündigung muß schriftlich erfolgen.

Alle Rechte vorbehalten.

Die Verantwortung für den Inhalt tragen die jeweiligen Autoren. Der Herausgeber und die Redaktion identifizieren sich nicht zwangsläufig mit allen Details der Darlegungen.

Titelbild: *Die Wagenrad-Galaxie, aufgenommen vom Hubble Space Telescope (Space Telescope Science Institute, Baltimore)*

ISSN 0948-6135

STUDIUM INTEGRALE
journal

3. Jahrgang/Heft 1 – Februar 1996

INHALT

N. Pailer — Entdeckungen des Hubble Space Telescope — 3
K. Neuhaus — Mikroevolutive Entstehung der Carnivorie bei der Bromelie *Brocchinia reducta*? — 12
R. Junker — Problembereiche der evolutionären Deutung von Ähnlichkeit — 18
F. Zimbelmann — Amphibische Vorstufen der Walartigen? — 26

Kurzbeiträge

Th. Fritzsche — Die Erde wird 6000 Jahre alt — 30
Th. Fritzsche — Die Entstehung einer Erzlagerstätte direkt beobachtet — 31
H. Binder — Diskussion um wiederbelebte Bakteriensporen aus dem Oligozän — 32
M. Brandt — Fußknochen eines frühen Hominiden – Hinweis auf aufrechten Gang? — 33
M. Brandt — Wie war „Lucy's" Körperhaltung beim zweibeinigen Gehen? — 35
H. Kutzelnigg — Schnelle Artbildung bei der Gauklerblume (*Mimulus*) durch Variation von Blütenmerkmalen? — 37
S. Scherer & R. Junker — Komplexe Symbiose zwischen Pilz und Landpflanze im Unterdevon — 39

Streiflichter

Flechten mindestens fünfmal unabhängig entstanden — 41
Frühe Landbesiedlung wirft neue Fragen auf
Massenaussterben als Startschuß für Auftreten neuer Baupläne?
Quastenflosser doch kein Vorfahre der Landwirbeltiere? — 42
„Konfuzius-Vogel" sorgt für Konfusion
Brütende Dinosaurier entdeckt
Dinosaurier-Brutkolonie? — 43
Ein neuer Artbegriff
Schnelle Artbildung mit Hilfe von lautlosem Gesang — 44
Durch präbiotische Chemie zur Lebensentstehung? Neue Impulse?
Weiterer Hinweis auf kontaminierte Dinosaurier-DNA

Rezensionen

R. Junker — The origin of species reconsidered (W. R. Bird) — 45
Th. Fritzsche — Altersbestimmung von jungen Gesteinen und Artefakten (G. A. Wagner) — 46
Th. Fritzsche — Steine aus dem Norden. Geschiebe als Zeugen der Eiszeit in Norddeutschland (P. Smed & J. Ehlers) — 48

Wissenschaftler glauben, daß es sich um Bruchstücke einst zertrümmerter Monde handeln könnte. Das Bulletin des Lunar and Planetary Science Institute in Houston, Texas, berichtet von „clumps of icy rubble that could be remnants of recently scattered moonlets orbiting near the outer edge of Saturn's ring system".[2] Die neuesten Bilder gaben Gelegenheit, die Existenz von zwei neuen Monden zu bestätigen, die das HST während des ersten Ringdurchgangs am 22. Mai 1995 entdeckt hat. Allerdings hat der zweite Ringkantendurchgang nicht nur die Mondfrage geklärt, sondern auch zwei Rätsel hinterlassen: Zum einen das Aufscheinen von mindestens drei neuen Objekten in Bahnen, die sich von den Mai-Beobachtungen unterscheiden. Diese Objekte zeichnen sich durch außergewöhnliche Formen aus, die dünn und gestreckt erscheinen. Zum anderen stellte sich heraus, daß die beiden neuentdeckten Monde so hell leuchten, daß sie eigentlich vor 15 Jahren von den vorbeifliegenden Voyagersonden hätten beobachtet werden müssen. Entweder reflektieren die die Trümmer umgebenden Staubwolken das Sonnenlicht zu verschiedenen Zeiten in unterschiedlichem Ausmaß oder wir haben es mit einer neueren Kollision im Saturn-Ringsystem zu tun. „They also appear to be very elongated or arc-like, unlike a satellite should be. One possibility is that they are large clouds of debris from small satellites shattered by impacts with chunks of space debris (possibly comets), sometime during the 14 years since the Voyager 2 flyby."[3]

Die Entdeckung von Objekten, die sich in einer Übergangsphase befinden, kommt nicht völlig überraschend. Eine Theorie der Saturn-Ringentstehung geht davon aus, daß Ringe aus zahllosen Fragmenten von „pulverisierten" Monden bestehen. Gelegentlich wird sich eine Staubwolke über eine Umlaufbahn „verschmieren", um einen neuen Ring zu bilden.

Die Dynamik der „bumper car zone" wird auch deutlich bei der Beobachtung des Saturn-Mondes Prometheus. So nahmen die Astronomen an, daß ein drittes Objekt der „Mai-Beobachtung" ein weiterer, neuer Mond sein sollte. Seine Position paßte für keinen der bekannten Monde. Heute wird angenommen, daß Prometheus aufgrund einer Kollision mit Körpern des F-Rings seine Position um ca. 20° geändert hat. Der Zeitpunkt des Zusammenstoßes wurde für Frühjahr 1993 ermittelt.

Kurzzeitveränderungen von solchem Ausmaß lassen die berechtigte Frage nach der Langzeitstabilität des Ringsystems aufkommen.

Schnelle Änderungen auf Neptun und Io

Der ferne Planet Neptun ist immer wieder für Überraschungen gut. Mit der Planetary Wide Field Camera 2 des Weltraumteleskops HST erscheint er so scharf wie Jupiter mit erdgebundenen Teleskopen. Bei Aufnahmen von Neptun mit dem HST im Juni 1994 gab es ihn noch nicht, aber die Aufnahme vom 2. November 1994 zeigt ihn: einen Flecken hoch im Norden am Planetenrand. Damit hat sich die Situation von 1989 nun gespiegelt. Damals gab es im Süden einen großen Dunklen Fleck, der seither wieder verschwand. Wie zuvor ist der neue Dunkle Fleck vermutlich eine transparente Stelle in den Methanwolken Neptuns, an der man tiefer in die Atmosphäre hineinschauen kann, und erneut ist er von hellen Wolken umgeben, die offenbar in der Hochatmosphäre auskondensieren. „New features like this indicate that with Neptune's extraordinary dynamics, the planet can look completely different in just a few weeks," sagte Heidi HAMMEL vom MIT-Institut.

In der nördlichen Hemisphäre befindet sich ein einzelnes, aber auffälliges Wolkenband bei 30° nördlicher Breite, das vermutlich identisch ist mit einer hellen Struktur, die Beobachtern auf der Erde bereits 1993 auffiel und die auch noch bei HST-Beobachtungen im Herbst 1994 zu sehen war. 1989 war davon jedoch nichts bemerkt worden, als die Raumsonde Voyager 2 am Planeten vorbeiflog und das bis jetzt schärfste Bild lieferte.

Es ist bemerkenswert, daß ein Planet in den Tiefen des kalten Raumes in 30 AE (30fachem Sonne-Erde-Abstand) – also weit entfernt von der Energiequelle Sonne – eine solche Dynamik zeigt.

Auch auf dem Jupiter-Mond Io hat sich innerhalb etwa 11 Monaten ein ca. 300 Kilometer großes, gelbliches Gebilde geformt, wobei man erwähnen muß, daß während der letzten 15 Jahren keine so dramatischen Änderungen beobachtet wurden. Die Astronomen vermuten eine Explosion oder einen großen Lava-Ausfluß. Die Raumsonde Galileo wird bald genau nachsehen können, was sich dort tut.[4]

Hinweise auf kometares Reservoir

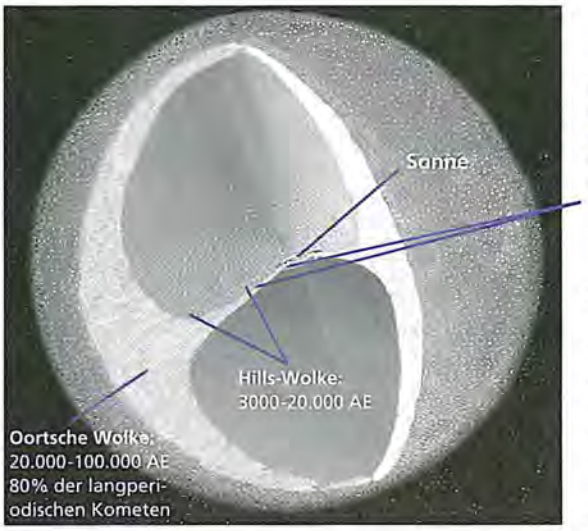
Als Übergang zwischen den äußeren Planeten und der postulierten Oortschen Wolke wurde die Existenz zweier Strukturen vorgeschlagen, nämlich die Hills-Wolke zwischen 3 000 und 20 000 AE und der Kuiper-Gürtel von Pluto bis zu 3 000 AE Entfernung, was in Abb. 2 schematisch dargestellt ist.

Der Kuiper-Gürtel wurde als Raum angesehen, in dem eine riesige Population von Mini-Eiskörpern an der Grenze zur interstellaren Finsternis die Sonne umkreisen. Er wird auch als fossiler Rest der sog. „Planetenbildungsscheibe" angesehen, die man am Ende des Kollapses einer langsam rotierenden Gaswolke erwartet. Da sich in so weiter Entfernung die Materie sehr stark ausgedünnt haben soll, mußte für diesen Bereich die Bildung größerer Körper ausgeschlossen werden. Das Pluto-Charon-Paar, das aufgrund seiner exzentrischen Bahn teilweise in den Kuiper-Gürtel zu liegen kommt, und

der Neptun-Mond Triton werden bereits als Übergang zur Eiskörperpopulation gerechnet. Sie gelten allerdings aufgrund ihrer ausgefallenen Größe schon als erste Ausnahme.

Seit den 50er Jahren haben die Astronomen bereits über die Existenz eines Reservoirs für kurzperiodische Kometen nachgedacht, um die mit diesen vergänglichen Objekten zusammenhängenden Staubphänomene zu erklären. Damit ist z. B. der Erhalt der interplanetaren Staubwolke in Anbetracht der langen Zeiträume angesprochen. Um nun diese Idee zu testen, haben Wissenschaftler die Planetary Wide Field Camera des HST eingesetzt. Mit Hilfe ausgefeilter Messungen und unter Anwendung statistischer Auswerte-Methoden konnten schließlich 30 Objekte ausgemacht werden, die den Keplergesetzen folgend jenseits der Neptunbahn ihre Kreise ziehen. Das Entdeckerfoto eines Objekts ist in Abb.3 wiedergegeben. Man hält dies für den bislang besten experimentellen Hinweis auf ein Kometenreservoir jenseits von Neptun.

Gleichzeitig mit der Bekanntgabe der HST-Ergebnisse wurden bodengestützte Beobachtungen veröffentlicht, die 27 Körper von ca. 100 km Durchmesser in diesem Raum entdeckt haben. Sie wären also deutlich größer, als die Kometen, die ins Innere des Sonnensystems gelangen. Die mit HST entdeckten Körper mit typischerweise sechs bis zwölf Kilometern fallen in die Größe der Kometen Halley, Encke und West. Astronomen glauben, daß in einem Bereich von 30 bis 50 AE eine Population von 10 Milliarden dieser Körper existiert.[5]



Kuiper-Gürtel:
Pluto bis 3000 AE
vorwiegend
kurzperiodische
Kometen

Abb. 2: Modellhafte Vorstellung über Kometenreservoirs jenseits unseres Planetensystems in Form des Kuiper-Gürtels, der Hills-Wolke und der Oortschen Wolke.

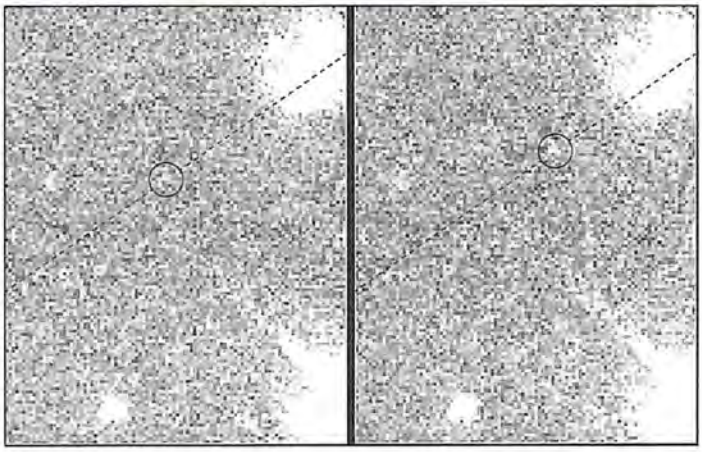


Abb. 3: Entdeckerfoto des HST von einem etwa 10 Kilometer großen Eiskörper, der als Kandidat für Kuipergürtel-Objekte gilt. Die ganze Population soll sich auf rund 10 Milliarden solcher Objekte belaufen. (STScI)

Beobachtungen von Sternenwelten

Mysteriöser Sterntod

Die sogenannte Magellansche Wolke ist mit etwa 100.000 Lichtjahren Entfernung das zu unserer Milchstraße benachbarte Galaxiensystem. Es besteht aus zwei bzw. drei Komponenten. Am bekanntesten davon sind die Große und die Kleine Magellansche Wolke. Sie sind für viele Zweige der Astronomie von großer Bedeutung. Einmal sind sie nahe genug, um mit Hilfe großer Teleskope detaillierte Untersuchungen einzelner Objekte zu ermöglichen, andererseits sind sie so weit entfernt, daß für ihre Objekte der gleiche Abstand angenommen werden kann.

Im Jahre 1987 wurde in der Großen Magellanschen Wolke der explodierende Stern mit der Bezeichnung Supernova SN87A entdeckt. Abb. 4 zeigt in drei Schritten die sprichwörtliche Suche nach der „Stecknadel im Heuhaufen". Letztlich zeigt sich der explodierende Stern inmitten eines grüngelb leuchtenden Rings. Der Ring selbst ist nicht Ergebnis der Sternexplosion. Vielmehr soll der Stern vor seiner Explosion Material freigesetzt haben, das sich aufgrund der Rotation zum Äquator hin konzentrierte (Powell 1994). Der Explosionsblitz der SN87A hat nun das Gas ionisiert und so das Leuchten angeregt.

Zwei Aspekte machen die SN87A weiterhin interessant:

1. Normalerweise erwartet man vom Helligkeitsverlauf einer Supernova, daß er nach Erreichen des Helligkeitsmaximums langsam abklingt. Nicht so unsere SN87A. Sie überraschte vielmehr durch einen plötzlichen Anstieg der Helligkeit.

2. Bei der Sternexplosion löst sich der Stern nicht vollständig auf. Er hinterläßt vielmehr einen kleinen, kompakten Neutronenstern. Bisher blieb die Suche danach vergeblich. Stattdessen entdeckte man ein Triplett von ca. 1,5 Lichtjahre großen Ringen, die in jeweils unterschiedlichen Ebenen liegen: Der bereits bekannte Ring und ein Paar spiegelsymmetrischer Ringe (Abb. 5).

Da man sich unter einem sterbenden Stern etwas anderes vorgestellt hatte, war die Überraschung groß. Eigentlich erwartete man eine sich ausbreitende Gaswolke. Möglicherweise sind die beiden äußeren Ringe nur die Projektion eines Teilchenstrahls, der die (noch) nicht beobachtete Gaswolke

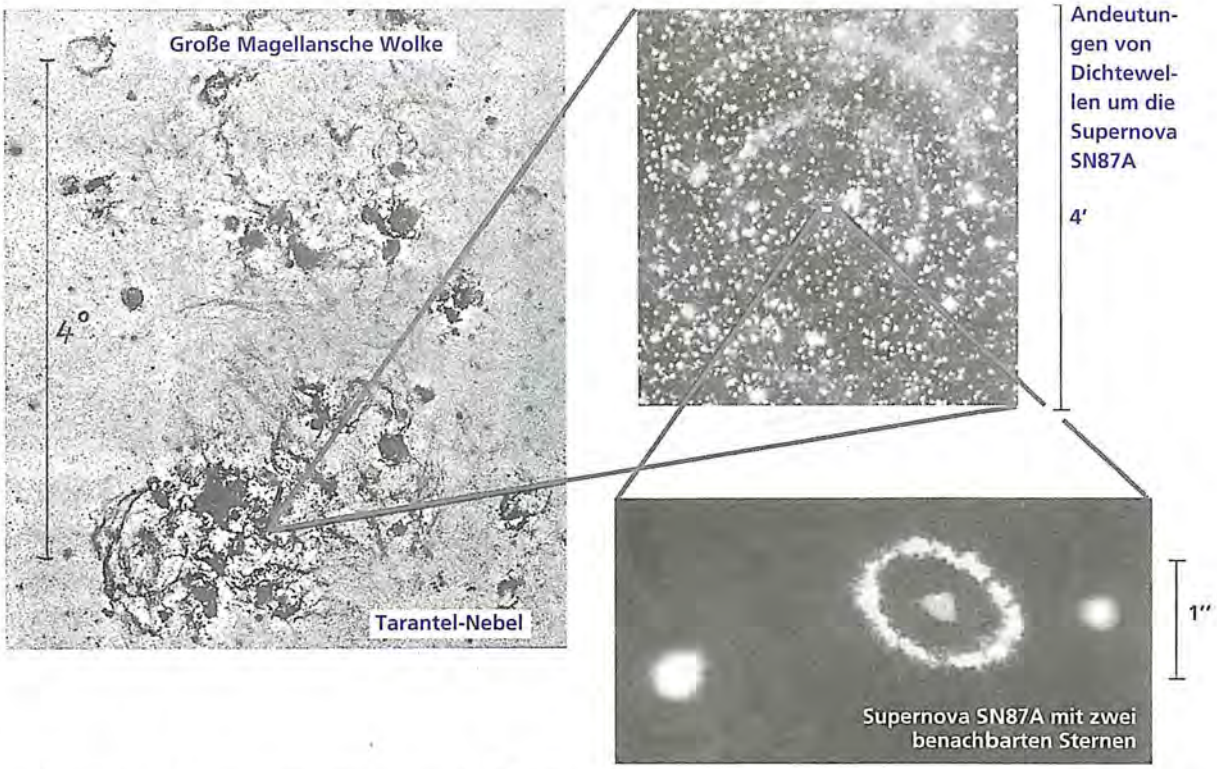


Abb. 4: Weg zur Entdeckung der Supernova SN87A in der Großen Magellanschen Wolke. Man beachte die jeweiligen Maßstäbe. (STScI)

entlang seiner Spur zum Leuchten anregt, ähnlich einem Laserstrahl, der den Abendhimmel kreisförmig abtastet. Was die Ursache des Laserstrahls sein soll, wird nicht ausgeführt.[6]

Katastrophe in der Wagenradgalaxie

Zusammenstöße im Weltraum sind nichts Ungewöhnliches. Jede feste Planetenoberfläche ist durch ihr von Einschlagskratern vernarbtes Antlitz ein beredtes Zeugnis von gewaltigen Zusammenstößen. Nicht zuletzt hat uns der Kometencrash auf Jupiter im Sommer 1993 diesen Umstand unmittelbar vor Augen geführt (vgl. PAILER 1995). Ein seltenes, aber hochspektakuläres Ereignis ist jedoch der Frontalzusammenstoß von ganzen Galaxien. Genau das hat das HST Weltraumteleskop mit hoher Auflösung fotografiert.

Die sog. Wagenrad-Galaxie ist rund 500 Millionen Lichtjahre weit entfernt im Sternbild Skulptor zu finden. Sie ist bzw. war eine ganz normale Spiralgalaxie, bevor eine kleinere Galaxie – möglicherweise eine der beiden rechts im Bild (Abb. 6) stehenden Objekte – sie durchdrungen hat. Die beeindruckende ringähnliche Struktur ist ein direktes Ergebnis des Zusammenstoßes: Wie ein ins Wasser geworfener Stein ringförmige Wellen auslöst, so ist der helle Ring eine Wellenfront, die sich mit rund 300 000 Stundenkilometern ausbreitet. In diesem Feuersturm dominieren helle, blaue Verdichtungen, die als gigantische Cluster von Sternentstehungsgebilden interpretiert werden. Der Ring würde damit größenordnungsmäßig mehrere Milliarden neugeborener Sterne beherbergen.

Im linken oberen Teil von Abb. 6 sind Einzelheiten der knotenförmigen Struktur dargestellt. Beispielhaft wird eine blasenförmige Ausdünnung gezeigt, die wahrscheinlich durch eine Explosion entstand. Sie wird so interpretiert, daß ein neu entstandener Stern schon wieder in Form einer gewaltigen Supernova auseinandergerissen wurde. In deren Stoßfront kann man bereits neue Hinweise auf eine weitere Sternbildung finden, sozusagen Sterne zweiter Generation (BRUNING 1995). Das Space Telescope Science Institute STScI in Baltimore berichtet von Tausenden von Supernovae.

In der Zwischenzeit hat sich der Kern der Wagenrad-Galaxie bereits wieder formiert, ebenso wie Spiralarme, die sich in Abb. 6 zwischen dem Zentrum und der Ringstruktur andeuten.[7]

Abb. 5: Die Supernova SN87A mit einem Triplett von Ringen. Der mittlere Ring besteht aus ionisierten Gasen, während die beiden anderen Spiegelbilder eines von einer Art Laserstrahl an eine Gaswolke projizierten Kreises sein sollen, der zur Bildebene geneigt ist. (STScI)

Stern- und Planetenentstehung aus der Sicht des HST-Weltraumteleskops

Das durchaus kontrovers diskutierte Thema der Stern- und Planetenentstehung hat durch Beobachtungen mit dem HST neuen Auftrieb bekommen. Um

Abb. 6: Ergebnis eines Zusammenstoßes zweier Galaxien (STScI)

den generellen Trend vorwegzunehmen: Die Untersuchungen haben in weiten Teilen theoretische Vorhersagen unterstützt, auch wenn Einzelheiten offen bleiben müssen.

Theoretischer Hintergrund. Blaue Sterne hoher Leuchtkraft werden oft in unmittelbarer Nähe zu interstellaren Wolken gesehen. Aufgrund ihres nach heutigem Verständnis jungen Alters können sie sich vom Ort ihrer Entstehung noch nicht weit entfernt haben, und es spricht einiges dafür, daß sie aus dem verdichteten Gas und Staub dieser Wolken hervorgegangen sind. „Ob es zur Sternbildung kommt, ist dabei keineswegs sicher. Die Kompression einer Wolke ist nämlich von der Erhöhung des inneren Drucks begleitet, die sich der weiteren Verdichtung widersetzt und zur Auflösung drängt. Die Schwerkraft kann in diesem Wechselspiel nur gewinnen, wenn die Ansammlung interstellarer Materie also genügend Masse umfaßt", so H. Elsässer (1985), Direktor des Max-Planck-Instituts für Astronomie in Heidelberg. Ein Hindernis bei diesem Kräftemessen ist die in der Physik bekannte Drehimpuls-Erhaltung. Sie kommt darin zum Ausdruck, daß ein rotierendes System bei Kontraktion immer schneller wird, was vergleichbar ist mit der Pirouette eines Schlittschuhläufers. Es ist deshalb zu erwarten, daß eine Wolke um so rascher rotiert, je stärker sie kontrahiert. Mit der Rotationsgeschwindigkeit wächst aber auch die Fliehkraft. H. Elsässer weiter: „Dem Kollaps stellt sich also jetzt neben dem steigenden Gasdruck eine weitere Hürde in den Weg, die besonders unangenehm ist. Unter gewissen Voraussetzungen gewinnt sie (die Fliehkraft) nämlich so schnell an Höhe, daß die Gravitation sie (die Fliehkraft) nicht mehr zu nehmen vermag und die Sternbildung unterbleibt. Offenbar kennt die Natur aber doch Wege, mit diesem Problem fertig zu werden. Und wie sie das macht, ist eine Frage, an der sich die Theoretiker der Sternentstehung gegenwärtig die Zähne ausbeißen... Unverkennbar besteht die Neigung, eine zentrale Konzentration aufzulösen oder erst gar nicht entstehen zu lassen."

Deshalb wird bei diesem Prozeß Materie so stark nach außen getrieben, daß sie einen Wulst oder Torus um das Rotationszentrum bildet. Ein solcher Materiekranz ist jedoch instabil und zerbricht in Stücke, die ihrerseits prinzipiell zu Sternen kollabieren können. Möglicherweise ist der Zerfall einer Wolke ein Weg, wie der Drehimpuls abgeführt wird, denn der Anfangsdrehimpuls wird in die Bahnbewegung der Bruchstücke um ein gemeinsames Zentrum überführt und geht nur teilweise in die Eigenrotation der Fragmente ein. „Das scheint der Trick zu sein", so Elsässer (1985), „mit dem die Natur die vorher besprochene Hürde überwindet. Und schließlich zeichnet sich hier eine Erklärung dafür ab, wie die recht häufigen Doppelsterne und Mehrfachsysteme zustande kommen."

Unser eigenes Sonnensystem kann als Illustration für die Entstehung eines Einzelsterns dienen. Wie ist unsere Sonne mit dem Problem des Drehimpulses fertig geworden? Die Gegebenheiten deuten in Richtung der diskutierten Mechanismen: Während die Planeten insgesamt nur wenig mehr als ein Promille der Sonnenmasse ausmachen, ist der Drehimpuls ihrer Bahnbewegung 50 mal größer als derjenige der Sonnenrotation. Die Masse steckt also fast vollständig im Zentralkörper, der Drehimpuls dagegen im Umlauf der Planeten (Elsässer 1985).

Aktuelle Beobachtungen zur Sternentstehung. Vom Ende von Sternen war bereits die Rede. Nun haben jüngste HST-Untersuchungen im 7000 Lichtjahre entfernten Adler-Nebel M16 die bislang dramatischsten Einsichten in sog. Sternentstehungsgebiete ermöglicht. „For a long time astronomers have speculated about what processes control the

Abb. 7: Gas-Staub-Säulen in M 16 als mögliche Sternentstehungsgebiete. Die heißen Zentralsterne verdampfen und ionisieren laufend Material der mächtigen Säulen und legen so dichtere Materie-Kondensationen frei. Einige sollen Protosterne enthalten. (STScI)

size of stars about why stars are the sizes that they are", sagte Jeff HESTER von der Arizona State University, Tempe. „Now we seem to be watching at least one of the processes at work right in front of our eyes."[8]

Abb. 7 zeigt eine astronomische Szene, die an die Stalagmiten einer Tropfsteinhöhle erinnert. Am jeweils vorderen Ende dieser schlanken, fingerähnlichen Strukturen aus Gas und Staub befinden sich verdichtete Objekte, die treffend EGGs (Evaporating Gaseous Globules) genannt werden. Innerhalb dieser Gas-Staub-Säulen, die eine Ausdehnung von der Größenordnung eines Lichtjahres haben, ist die Dichte so hoch, daß die Materie unter ihrer eigenen Schwerkraft kollabiert und junge Sterne formen kann. Sie können wachsen, indem sie mehr und mehr Material in den Sog ihrer Gravitationskraft bringen.

Das HST zeigt nun, was passiert, wenn junge Nachbarsterne mit ihrer intensiven UV-Lichtkomponente die „Oberfläche" der Säulen durch die sog. Photoevaporation verdampfen und ionisieren (NECKEL 1996). Bilder größerer Auflösung zeigen, wie gelegentlich ganze Felder abgetrennt werden. Allerdings wird nicht gleichmäßig abgetragen. Da die EGGs dichter sind als das umgebende Gas, bleiben sie stehen und alles, was in ihrem „Windschatten" liegt. Man beachte dabei z. B. den Stern links über der linken Säule oder den ausgesprochen hellen Stern auf deren rechten Seite.

Der Vorgang kann mit der Erosion in der Wüste verglichen werden. Während der Wind den leichten Flugsand abträgt, werden vergrabene Steine freigelegt. So beobachtet man in der Nähe der Säulen freigelegte, tropfenförmige Gebilde. „In some way it seems more like archaeology than astronomy. The ultraviolett light from nearby stars does the digging for us , and we study what is unearthed", fährt Jeff HESTER fort. Danach können die Sterne so lange wachsen, indem sie Material auf sich konzentrieren, bis sie vom umgebenden Material selbst isoliert sind.

Damit haben wir hier eine mögliche Sternentstehung vor uns, die sich von der Entwicklung in einer isolierten Gas-Staub-Wolke unterscheidet, in der die Sternbildung durchaus gegen Effekte zu kämpfen hat, die eine Zusammenballung von Materie verhindern könnte, z. B. der Drehimpuls, der innere Druck – wie oben diskutiert – und das Magnetfeld. Einige Astronomen glauben, daß hier ein Stern wächst, bis die Bedingungen für Kernfusion in seinem Inneren erreicht sind. Danach erzeugt

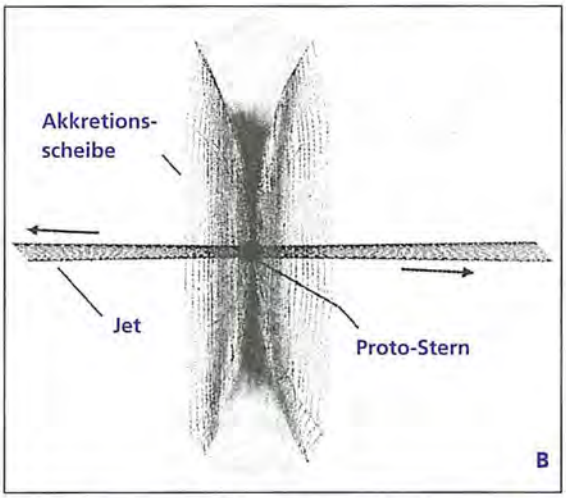


Abb. 8: A. Das Herbig-Haro-Objekt HH30 mit Jet und Staubscheibe, die teilweise das Zentralgestirn verdeckt. Pfeile deuten die Dynamik einiger Strukturen im Laufe eines Jahres an. B. Schematische Darstellung von Herbig-Haro-Objekten. (STScI)

Glossar

Akkretion. Nach den heutigen Vorstellungen über Sternentstehung können sich Sterne aufgrund eines gravitativen Kollapses einer riesigen interstellaren Gaswolke bilden. Aus den Modellen über Sternentstehung folgt auch – und das bestätigen die HST-Bilder – daß sich um junge Sterne Staubscheiben bilden. Deren Staubteilchen sind das Material, das sich aufgrund von inelastischen Stößen zusammenlagern und so durch Akkretion Planetenkörper aufbauen kann. Wenn der Stern im Zentrum heiß genug wird, kommt die Akkretion dadurch zum Abschluß, als die Restmasse weggeblasen wird. In diesem Bild wird z. B. verständlich, warum unsere Planeten die Sonne in der gleichen Richtung umkreisen und warum sie nahezu in einer gemeinsamen Ebene liegen.

Jet. Wenn im Laufe eines gravitativen Kollapses laufend Material auf den zentralen Stern fällt, können sich Teile dieses Materials erhitzen und in Form von Jets abgestoßen werden. Diese Jets aus heißem Gas sind nur für eine relativ kurze Zeit von 100 000 Jahren aktiv. Jedoch wird diese Phase für die weitere Entwicklung des Stern von großer Bedeutung sein. Jets sind übliche Erschöpfungsprodukte der gewaltigen Dynamik der Sternbildung. Sie können auch einen erheblichen Teil des Drehimpulses aus der kollabierenden Gaswolke abführen. Aus der bizarren Struktur der Jets können möglicherweise Einblicke in die Vorgänge des Kollapses erreicht werden.

Herbig-Haro-Objekt. Bezeichnung für lichtschwache, neblige Objekte, die entweder als irregulär geformte Objekte auftreten oder komplexe Jets ausgebildet haben. Sie wurden unabhängig voneinander von G. Herbig und G. Haro zu Beginn der 50er Jahre in Sternentstehungsgebieten entdeckt. Erst in den letzten 20 Jahren hat man die wahre Natur dieser Objekte und deren Rolle im Sternbildungsprozeß erkannt. Bislang kennt man rund 300 Herbig-Haro-Objekte.

der neue Stern einen starken „Wind", welcher das restliche Material wegbläst. Auch hier hat das HST bestechende Aufnahmen von den sog. Herbig-Haro-Objekten geliefert, die diese Phase charakterisieren. Eine Kostprobe ist in Abb. 8A gegeben. Nach Meinung der Astronomen sehen wir hier etwas Ähnliches zu dem, was sich am Beginn unseres Sonnensystems abgespielt haben könnte: Ein neuer Stern wird im Zentrum einer Staubscheibe sichtbar, die wir ziemlich genau von der Seite sehen. „A disk appears to be a natural outcome when a slowly rotating cloud of gas and dust collapses under the force of gravity... Material falling onto the star creates a jet when some of it is heated and blasted along the path that follows the star's rotating axis, like an axle through a wheel", so die Aussage des HST Science Institutes in Baltimore vom 6. Juni 1995. Solche Jets unterstützen die Sternentstehung, indem sie Drehmoment von dem kollabierenden Gebilde abtransportieren, das ansonsten weiteres Material daran hindern würde, den sich bildenden Stern zu erreichen. Die schematische Darstellung in Abb. 8B verdeutlicht das Szenario. Abb. 9 zeigt ebenfalls eine sehr ausgeprägte Strukturierung eines Jets, die Abbild der Modulation bei der Akkretion sein könnte. Damit könnte aus dieser Struktur die Historie der Akkretion abgeleitet werden. Da sich die Jets mit einer hohen Geschwindigkeit ausbreiten, kann man mit dem HST die Dynamik der Veränderungen

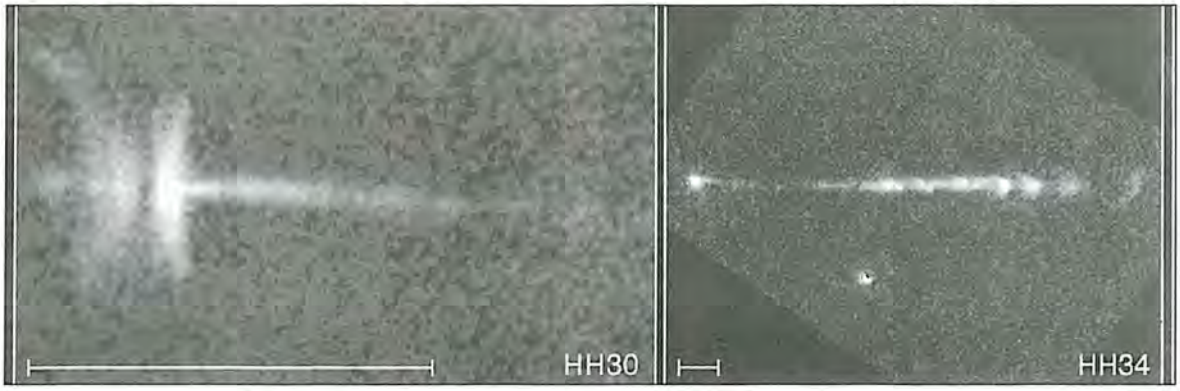


Abb. 9: Beispiele für hochstabile und hochkollimierte (auf langen Strecken eng gebündelte) Jet-Strukturen junger Sterne. Man beachte die angegebenen Skalen, die jeweils dieselbe Länge anzeigen. Links sieht man direkt auf die Kante der Staubscheibe, die den Zentralstern für uns verdeckt. Der rechte Jet mit seiner perlenkettenartigen Struktur breitet sich mit über 100 km/sec aus. (STScI)

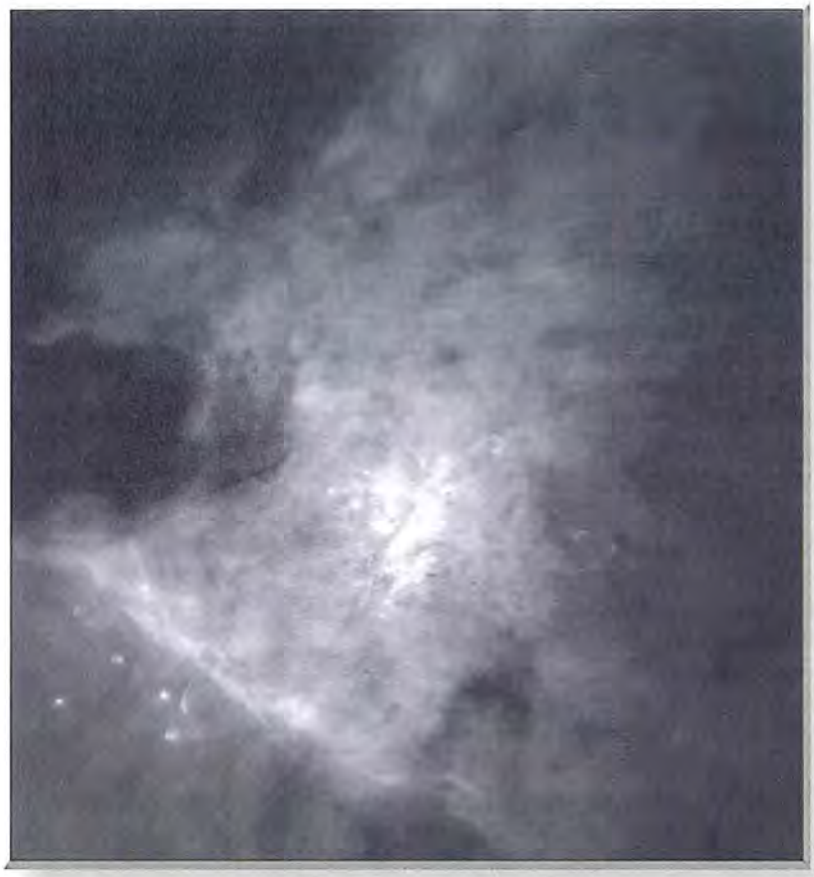


Abb. 10: Aktuelle HST-Aufnahme von Sternentstehungsgebieten im Orion-Nebel (STScI)

bereits innerhalb eines Jahres feststellen. Abb. 8A zeigt das Herbig-Haro-Objekt HH30 im Abstand von rund einem Jahr. Die Pfeile deuten die Dynamik einiger Strukturen an.

Wenn der Stern also heiß genug ist, wird der Prozeß der Akkretion zum Ende kommen, und die entstehenden Jets und Sternwinde können restliches Material zwischen den sich aus der Scheibe bildenden Planeten wegblasen. Sozusagen als Skelett einer ehemaligen Staubscheibe würden Planetenkörper zurückbleiben, die sich

- in der gleichen Richtung und
- in der gleichen Ebene

um die Sonne drehen. In diesem Sinne kommen Modellvorhersagen und aktuelle Beobachtungen nahe zusammen. Allerdings ist man eher der Meinung, daß unsere Sonne wahrscheinlich nicht von einem EGG herrührt. Die Tatsache, daß Planeten existieren, schließt die Existenz einer starken UV-Strahlung im Frühstadium aus. „Sonst wäre," so meint Vincent KIERNAN „die ganze Materie mit dem Wasserstoff weggeblasen worden" (KIERNAN 1995).

Wenn auch die neuen HST-Erkenntnisse im Rahmen der groben Vorhersagen liegen, so haben diese Untersuchungen auch eine Reihe von neuen Fragen aufgeworfen:

- Wo entstehen die Jets?
- Warum kommen sie von einer so genau bestimmten Region der Scheibe?
- Warum sind sie über teilweise Milliarden von Kilometern so eng gebündelt?
- Was verursacht ihre knotenförmige Struktur?

Aktuelle Beoachtung zur Planetenbildung. Eine bemerkenswerte Ergänzung zur möglichen Planetenentstehung hat das HST ganz in unserer Nähe, nämlich im ca. 1500 Lichtjahre entfernten Orion-Nebel (Abb. 10) gemacht. In einem für Sternentstehung verdächtigen Gebiet wurden 110 Sterne genauer untersucht und bei 56 von ihnen Staubscheiben nachgewiesen. Und da es viel leichter ist, leuchtende Sterne aufzufinden als dunkle Staubscheiben, ist es wahrscheinlich, daß noch mehr Sterne Staubscheiben besitzen. Abb. 11 zeigt Sterne mit ihren Staubscheiben aus der erwähnten systematischen Suche. Mit größerem Detail sind in Abb. 12 zwei protoplanetare Scheiben in der Seitenansicht dargestellt. Schon früher war exemplarisch gezeigt worden, daß der Komet Halley und die Staubscheibe um den Stern β-Pictoris grundsätzlich ein einheitliches silikatisches Spektrum besitzen (PAILER 1995).

Beobachtung von extraterrestrischen Planeten. Bislang waren die direktesten Hinweise auf planetenähnliche Körper außerhalb unseres Systems die Begleiter eines Pulsars (PAILER 1995), der am Ende eines Sternenlebens steht. Diese Situation war damit sicher nicht sehr repräsentativ für das Beispiel eines Planetensystems. Das scheint sich mit den neuen Beispielen zu ändern. Zusätzlich hat das HST den seit längerem für Planeten verdächtigen Stern Gliese 229B näher untersucht. Aufgrund der einge-

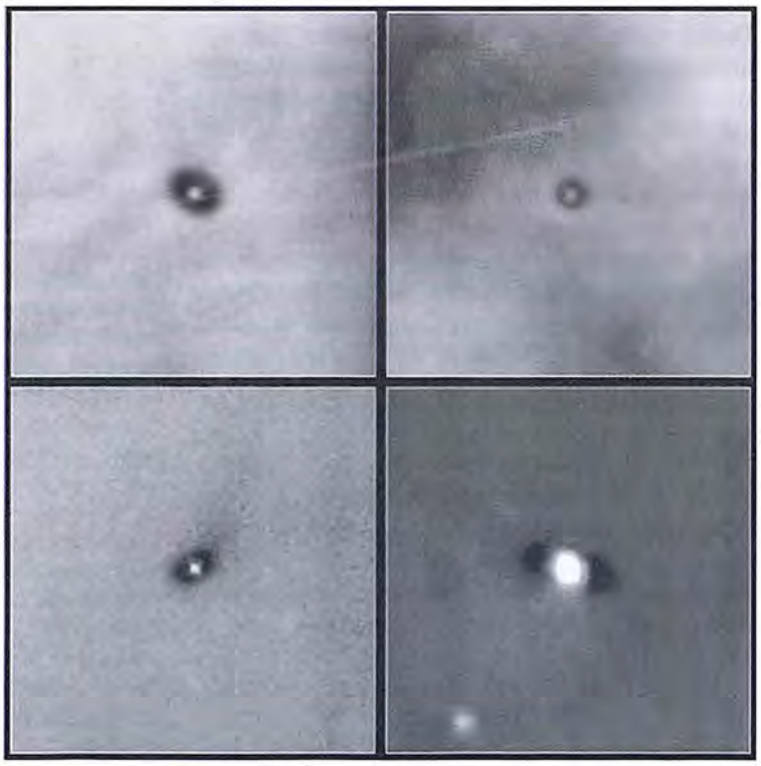


Abb. 11: Sterne mit Staubscheiben im Orion-Nebel mit unterschiedlicher Orientierung zur Blickrichtung (STScI)

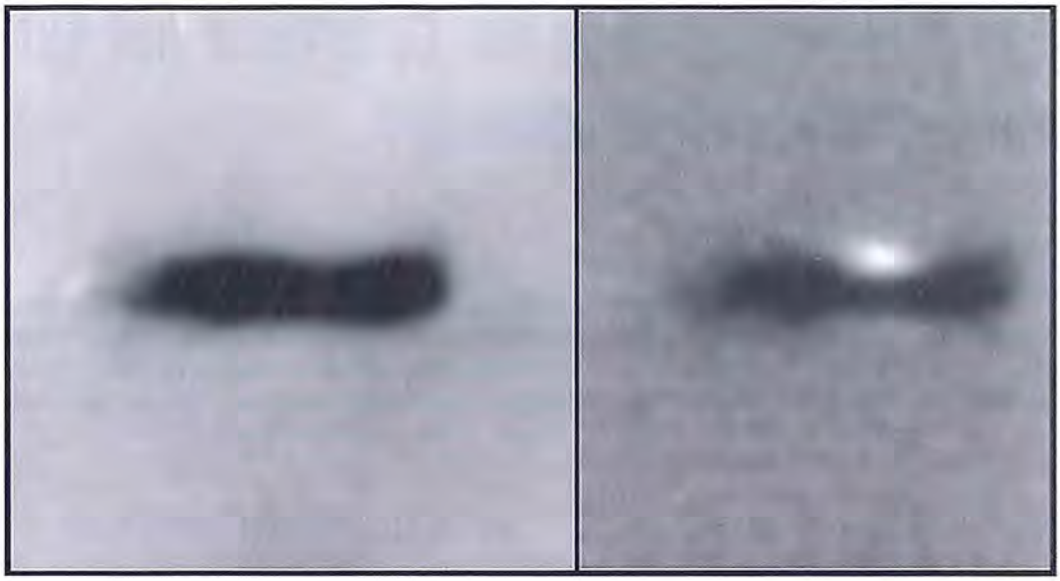


Abb. 12: Blick auf die Kanten von Staubscheiben und den von ihnen nahezu vollständig verdeckten Stern. Sind diese Staubscheiben im Orion Planeten-Entstehungsgebiete? (STScI)

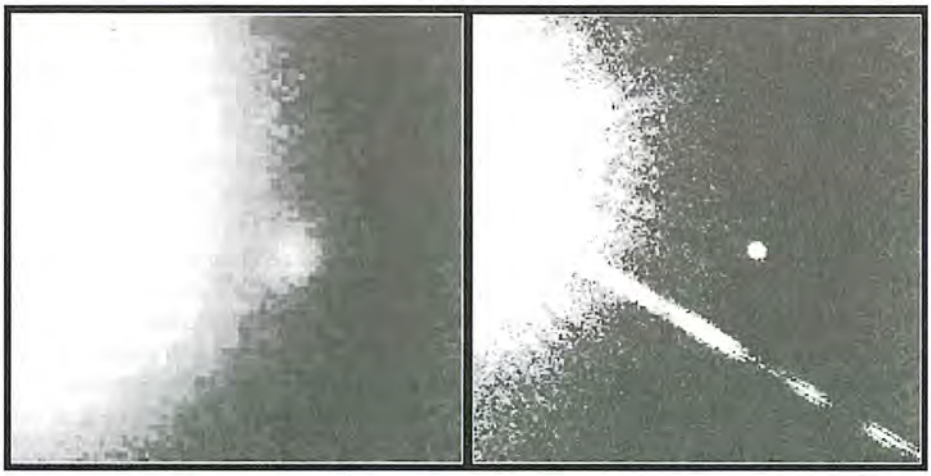


Abb. 13: Der teilweise mit einem Koronographen abgeschirmte Zentralstern Gliese 229B und seit jupitergroßer Begleiter. Der Lichtstrahl im rechten Teil des Bildes ist bedingt durch die Aufnahmetechnik. Links: Aufnahme des Palomar-Observatoriums vom 27. Oktober 1994, rechts: HST-Aufnahme vom Nov. 1995. (STScI)

schränkten Auflösung war ein zweifelsfreier Nachweis mit dem Palomar-Observatorium nicht möglich. Die beste Aufnahme stammt vom 27. Oktober 1994; sie ist in der linken Bildhälfte von Abb. 13 gezeigt. Im November 1995 wurde nun mit Hilfe des leistungsfähigeren HST ein jupitergroßes Objekt in seiner Nähe entdeckt. Die Beobachtung der Bahnelemente lassen darauf schließen, daß es nicht ein zufällig vorbeikommendes Objekt ist. Vielmehr ist der Begleiter ein an den Zentralstern gravitativ gebundenes Objekt, das wegen seiner geringen Größe auch als Brauner Zwerg bezeichnet wird. Die in Abb. 13 dargestellten Verhältnisse werden als der bisher beste Beleg für einen Planeten außerhalb unseres Sonnensystems gewertet.

Anmerkungen

[1] Die primäre wissenschaftliche Zielsetzung des HST ist die Bestimmung des Alters des Universums. Dazu liegen bereits interessante Messungen vor. Da dies ein in sich geschlossenes Thema ist, wird es gesondert in der kommenden Ausgabe von Studium Integrale *Journal* veröffentlicht. Der vorliegende Beitrag erhält damit dann eine Weiterführung im Bereich der Kosmologie.

[2] „Saturn Ring Plane crossing Yields Intriguing Images", Lunar and Planetary Information Bulletin Summer 1995, No 76 und Zusammenfassung mehrerer Infos, z. B. NASA e-mail vom Herbst 1995.

[3] wie Anm. 2.

[4] Aus Infos des Space Telescope Science Institute STScI, Baltimore, Sommer 1995.

[5] Astronomy, Sept 1995 „First Drops in a Comet Reservoir", News

[6] e-mail des STScI vom 19. Mai 1994, STScI-PR 94-22; Powell 1994.

[7] Zusammenfassung mehrerer Infos; insbesondere: Kirk Borne, Hubble views a starry ring world born in a head-on collision, e-mail 10th Jan. 1995; Bruning 1995.

[8] e-mail StSCI-PR95-44, Embryonic stars emerge from interstellar eggs, 2. Nov. 1995

Literatur

Bruning D (1995) A galaxy of news. Astronomy, June 1995.

Elsässer H (1985) Weltall im Wandel. Stuttgart. 1985.

Kiernan V (1995) The EGGs where the stars are hatched, New Scientist, Nov. 1995.

Neckel T (1996) Eggs im Adlernebel. Sterne und Weltraum 1/96, S. 8-9.

Pailer N (1995) Weltraumtelegramm. Stud. Int. J. *2*, 33-37.

Powell CS (1994) Super Loops. Sci. Amer., Sept. 1994, S.8.

Mikroevolutive Entstehung der Carnivorie bei der Bromeliacee Brocchinia reducta ?

Klaus Neuhaus, Lotzstr. 54, 65934 Frankfurt a.M.

Zusammenfassung: **Die in Venezuela wachsende Bromeliacee *Brocchinia reducta* wird von einigen Wissenschaftlern als Carnivore („fleischfressende" Pflanze) eingestuft. Da es sich um eine Gattung handelt, in der sonst nicht-carnivore Pflanzen vorkommen, kann die Entwicklung zur Carnivorie *innerhalb* der Gattung nachvollzogen werden. Alle zur Anlockung, zum Fang und zur Verdauung von Insekten benötigten Strukturen waren bereits vor der Entwicklung zur Carnivorie vorhanden. *Brocchinia* kann deshalb nicht als Modell für die Entstehung anderer carnivorer Pflanzen verwendet werden. Die Entstehung der Carnivorie ist in diesem Fall möglicherweise mikroevolutiv zu verstehen.**

Brocchinia reducta

Brocchinia reducta (Abb. 1a, 1b) wächst in Venezuela in nährstoffarmen Mooren oder in feuchten Sandgebieten. Sie verschafft sich wohl durch Insekten zusätzliche stickstoff- und phosphorhaltige Nährstoffe sowie Mineralsalze. Im blühenden Zustand wird *B. reducta* etwa 50-60 cm hoch (sonst etwa 33 cm) und besitzt relativ kleine weiße Blüten (5 mm). Die Gattung *Brocchinia* ist endemisch (örtlich eng begrenzt) mit etwa 20 Arten im Guayana-Hochland vertreten. Im Guayana-Hochland gibt es noch weitere endemische Bromeliaceengattungen, einzelne kommen nur auf einem einzigen Berggipfel vor (SCHNEIDER 1994). Im Lebensraum von *Brocchinia* wachsen interessanterweise noch etliche andere Carnivoren: der Sonnentau (*Drosera*), der Sumpfkrug (*Heliamphora*), der Wasserschlauch (*Utricularia*) und die Reusenfalle (*Genlisea*).

Abb. 1a: Fruchtende Brocchinia reducta *am Standort im Guayana-Hochland. Foto: Julio SCHNEIDER.*

Übersicht über die Familie

Die Familie Bromeliaceae (Ananasgewächse, kurz Bromelien) ist die einzige innerhalb der Ordnung Bromeliales (Unterklasse Liliidae, Klasse Monocotyledoneae). Es handelt sich um schmalblättrige Rosettenpflanzen der amerikanischen Tropen. Der Rosettendurchmesser kann einige mm bis zu 2m betragen. Die Blüten sind in der für Monocotylen typischen Dreizähligkeit radiär aufgebaut. Bekannteste Nutzpflanze aus dieser Familie ist die Ananas (*Ananas comosus*). Die Mitglieder der Familie besiedeln sehr verschiedene Lebensräume in der Neuen Welt. Viele wachsen als Epiphyten, andere auf Felsen (vgl. NEUHAUS 1995a). Die Blattscheiden vieler Bromeliaceae stehen so dicht, daß sich eine Menge Wasser in der Rosette ansammeln kann; man spricht dann von „Tank-" oder auch „Zisternen-Bromelien".

Die Saugschuppen der Bromeliaceae

Eine Besonderheit aller Bromeliaceae sind die Saugschuppen (NEUHAUS 1995b; Abb. 2 A-D). Es sind Haare (Trichome), die meistens schildförmig ausgebildet sind. Sie dienen der Wasser-, Nähr- und Mineralstoffaufnahme. Je nach Lebensraum und Wuchsform sind die Pflanzen mehr oder weniger dicht mit ihnen besetzt, wobei es viele verschiedene Typen gibt. Die epiphytischen Tillandsien können sogar ganz auf ihre Wurzeln verzichten, sie erhalten Wasser und Mineralsalze allein über ihre dichtsitzenden Trichome. Durch den Schuppenbesatz wirken diese Pflanzen grau. Wasser wird nun durch Kapillar- und Quellkräfte festgehalten und über die Fuß- bzw. Aufnahmezellen in das Blatt auf-

Abb. 1b: Blühende Brocchinia reducta *aus dem Botanischen Garten der Universität Essen. Foto: Gislinde KUTZELNIGG.*

Stud. Int. J. 3 (1996), 12 – 17

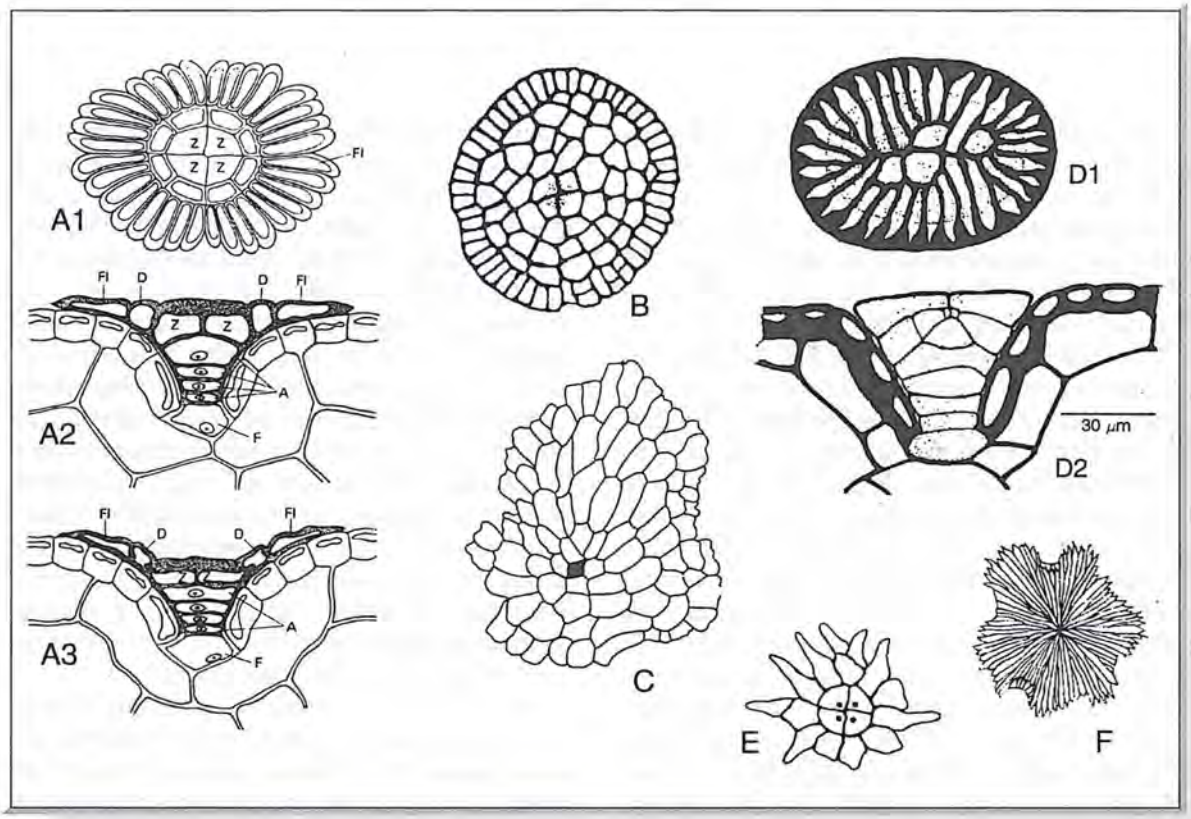


Abb. 2: Schuppen verschiedener Bromeliaceae, von Statice pruinosa *und von* Hippophae rhamnoides. *A* Vriesea *spec. (Tillandsioideen-Typ), B* Canistrum fosterianum *(Bromelioideen-Typ), C* Hechtia tillandsioides *(Puyeen-Typ), D* Brocchinia reducta *(Brocchinieen-Typ), E* Statice pruinosa *(Strandflieder, Plumbaginaceae), F* Hippophae rhamnoides *(Sanddorn, Elaeagnaceae), A1 Schuppe in Aufsicht, A2 Längsschnitt durch eine Schuppe in nassem Zustand, A3 in trockenem Zustand, Z Zentral-, D Deckel-, Fl Flügel-, A Wasseraufnahme-, F Fußzellen, D1 Schuppe in Aufsicht, D2 Schuppe im Längsschnitt (A, C nach* Rauh *1990, B, D, E nach* Benzing *et al. 1985, F nach Herder-Lexikon der Biologie 1994)*

genommen. Schon Schimper (1888, nach Rauh 1990) hat diesen Vorgang beschrieben: „Wird ein kleiner Wassertropfen auf ein Blatt gelegt, so sieht man, ähnlich wie auf Fließpapier, rings um den Tropfen durch die Wasseraufnahme eine Veränderung der Farbe zu Reingrün auftreten und die feuchte Zone schnell an Breite zunehmen, während der Tropfen entsprechend abnimmt und in wenigen Sekunden ganz aufgesogen wird."

Die Bromeliaceae teilen sich in drei Unterfamilien auf (Smith & Downs 1974-1979, Rauh 1990). Dabei haben die Tillandsioideae die am höchsten spezialisierten Trichome (Abb. 2 A1-3). Die Saugschuppen der Bromelioideae sind nicht so kompliziert aufgebaut, erfüllen aber auch die Aufgabe der Wasseraufnahme (Abb. 2 B). Die Saugschuppen der Pitcairnioideae (zu denen *Brocchinia* gehört) sollen funktionslos sein, bzw. lediglich als Transpirationsschutz dienen (Abb. 2 C). Umso überraschender war die Feststellung, daß die Schuppen von *Brocchinia* durch Endocytose (Owen & Thomson 1991, s.u.) sogar komplette Proteine aufnehmen können (Abb. 2 D1-2, Abb. 3). Dieser Sachverhalt stellt nach Meinung von Varadarajan & Gilmartin (1988a, b, c) eine Verbindung zwischen den Tillandsioideae und der Gattung *Brocchinia* her. Beide besitzen hochentwickelte Trichome, die zur Aufnahme von Stoffen fähig sind. Dies ist bei den Bromelioideae nicht so ausgeprägt und bei den meisten Pitcairnioideae normalerweise überhaupt nicht der Fall (s.o.). Deshalb wird ein verwandtschaftlicher Zusammenhang zwischen der Gattung *Brocchinia* und den Tillandsioideae diskutiert. Weil die Pflanzen innerhalb der Pitcairnioideae sich unter anderem durch ihre Schuppen unterscheiden, wurde sogar eine Aufteilung der Unterfamilie in die Triben Brocchinieae, Pitcairnieae und Puyeae vorgeschlagen (Varadarajan & Gilmartin 1988a, b, c).

Interessant ist das Vorkommen von Schuppenhaaren in anderen Pflanzenfamilien bzw. Gattungen. Bei *Statice*-Arten (Plumbaginaceae, Abb. 2 E) dienen sie nicht der *Aufnahme* von Substanzen, sondern der *Abgabe* von überschüssigem Salz (Benzing et al. 1985), denn Staticen sind Halophyten (salzliebende Pflanzen). Des weiteren bilden Ölweidengewächse (Elaeagnaceae), wie z.B. der Sanddorn (*Hippophae rhamnoides*, Abb. 2 F), ebenfalls Schuppenhaare. Sie dienen hier aber nur als „Sonnenschirmchen".

Historischer Hintergrund zur Carnivorie bei Bromeliaceae

Picado (1913) vermutete, daß die meisten Tank-Bromelien Enzyme zur Verdauung von ertrunkenen Insekten abgeben. Solche Enzym-Sekretionen sollen auch bei Anwendung moderner Techniken nicht gefunden worden sein. Möglicherweise zeugen die tatsächlich festgestellten Proteasen (eiweißspaltende Enzyme) von bakterieller Tätigkeit (Benzing 1980). Demgegenüber schreibt Rauh

(1990): „Die in die Trichter fallenden Substanzen werden durch Enzyme, welche von den Blättern abgegeben werden, zersetzt und die Abbauprodukte zusammen mit dem Wasser von den Saugschuppen aufgenommen." Ein Nachweis für die Produktion von Verdauungsenzymen bei Bromelien steht allerdings aus (GROSS, pers. Mitt.).

Schließlich vermuteten REES & ROE (1980), daß *Puya raimondii* eventuell carnivor sein könnte. Diese ist die größte bekannte Bromelie und wächst in den Hochanden. Mit Blütenstand kann sie eine Höhe von 6 m erreichen. Oft bauen Vögel Nester in den dicht stehenden Blattbasen. Dabei werden sie nicht selten von den Blattstacheln durchbohrt. Wahrscheinlich dient die Bedornung der Blätter aber lediglich der Abwehr von Freßfeinden wie Bären, die gerne die Blütenstände verzehren.

MCWILLIAMS (1974) fiel auf, daß die Rosetten von *Brocchinia*- und *Catopsis*-Arten eine Art Röhre bilden, wie man sie bei anderen carnivoren Pflanzen auch vorfindet (ähnlich wie bei den Kannen der Gattungen *Nepenthes* oder *Sarracenia*).

FISH (1976) konnte zeigen, daß bei *Catopsis berteroniana* die sehr steil stehenden Blätter mit einem rutschigen Wachsbelag versehen sind, der ein Entkommen von Insekten aus dem Tank unmöglich macht. Weitere Untersuchungen sind jedoch nicht gemacht worden. Vielleicht dient der Wachsbelag zusammen mit der Wuchsform lediglich dazu, die Transpiration der Pflanzen einzuschränken. Durch die hohen Blätter fällt weniger Licht auf die Pflanze, und die Wachsschicht reflektiert ebenfalls einen Teil. GIVNISH et al. (1984) bezeichnen diese Bromelie als „präcarnivor". Interessant ist in diesem Zusammenhang der Hinweis von RAUH (pers. Mitt.), es gäbe viele Bromeliaceae (insbesondere in der Gattung *Aechmea* und *Billbergia*), die sich durch schlauchförmige Rosetten auszeichnen. In solchen Trichtern finden sich – neben Detritus – natürlich auch Insektenleichen, ohne daß diese Pflanzen als carnivor eingestuft werden.

Obwohl seit DARWIN (1875) ein großes Interesse an carnivoren Pflanzen besteht und sich viele Forscher damit beschäftigt haben, fehlte lange Zeit eine Definition, die solche „Zufälle" oder mögliche „Vorläufer" der Carnivorie wie *Catopsis berteroniana* von echten Carnivoren unterscheidet. SCHMUCKER & LINNEMANN (1959) geben eine erste Definition: „Als insectivor oder carnivor bezeichnet man Pflanzen, die mit Hilfe spezieller Einrichtungen Insekten oder ähnlich kleine Tiere nicht nur fangen, sondern sie als zusätzliche Nahrung verdauen." Diese Definition wird von GIVNISH et al. (1984) präzisiert (vgl. Kasten): Erstens muß die Pflanze fähig sein, Nährstoffe (und freigesetzte Mineralsalze) von toten, ihr aufliegenden Tieren aufzunehmen und daraus einen Konkurrenzvorteil ziehen, sei es in verstärktem Wachstum, besserer Überlebensfähigkeit, Pollen- oder Samenproduktion. Zweitens muß die Pflanze einige unzweifelhafte Einrichtungen für Carnivorie besitzen, die der Anlockung, dem Fang und der Verdauung der Beute dienen, wobei die „Verdauung" das wichtigste Kriterium darstellt.

Der erste Teil der Definition soll solche Pflanzen ausschließen, die lediglich Freßfeinde ausschalten, ohne aus den Tieren Nutzen ziehen zu können. Der zweite Teil soll Pflanzen ausschließen, die lediglich zufällig in den Genuß von tierischen Nährstoffen kommen. Damit fallen die meisten Tank-Bromeliaceae wohl in die Kategorie von Saprophyten, d.h. diese Pflanzen können zwar Nährstoffe und Mineralsalze aus toten Organismen aufnehmen, aber es handelt sich um zufällige Fänge.[1]

Definition für Carnivorie

1. Fähigkeit, Nährstoffe und Mineralsalze von toten, der Pflanze aufliegenden Tieren aufzunehmen.

dadurch Konkurrenzvorteil:
- verstärktes Wachstum
- bessere Überlebensfähigkeit
- vermehrte Pollen- oder Samenproduktion

2. Einrichtungen
- zur Anlockung
- zum Fang
- zur Verdauung der Beute

Brocchinia reducta als Carnivore

Mehrere Wissenschaftler und Forschergruppen untersuchten *Brocchinia*. Ein Teil der Arbeiten konzentriert sich vorwiegend auf die Trichome (Saughaare), die die Nährstoffe und Mineralsalze aus der Tank-Flüssigkeit aufnehmen (Abb. 3, 2D1-2). So zeigten BENZING et al. (1985), daß *Brocchinia* in der Lage ist, die Aminosäure Leucin aufzunehmen. OWEN & THOMSON (1988) untersuchten die Aufnahme weiterer Aminosäuren wie Arginin und Glycin. In allen Fällen nahm die Pflanze die angebotenen Stoffe über ihre Saugschuppen auf. Das Besondere an den *Brocchinia*-Schuppen ist, daß die Zellen noch leben (OWEN et al. 1988), während bei den meisten anderen Bromeliaceen die Schuppen im reifen Zustand abgestorbene Gebilde sind, die Wasser, Nährstoffe und Mineralsalze zuerst nur passiv aufnehmen. Erst die Fußzelle der Schuppe lebt (vgl. Abb. 2 A2-3) und ist in der Lage, die benötigten Stoffe in das Blatt zu befördern. OWEN & THOMSON (1991) entdeckten, daß sich in der Zellwand der *Brocchinia*-Trichome Poren befinden, die Proteine bis zu einer Größe von 6,6 nm durchlassen können. Die Aufnahme der Proteine erfolgt über Endocytose (vgl. OWEN & THOMSON 1991), d.h. sie werden von einer Membran umschlossen und gelangen als Verdauungsbläschen in die Zelle. Trocknen die Trichome aus, so kollabieren die Poren. Daß *Brocchinia* über ihre Saugschuppen Verdauungs-

enzyme ausscheidet, vermuten zwar OWEN et al. (1988), aber ein Nachweis fehlt bisher.

Untersuchungen, die sich nicht nur auf die Trichome beziehen, machten GIVNISH et al. (1984). Folgende Merkmale weisen ihrer Ansicht nach bei *Brocchinia reducta* auf Carnivorie hin (vgl. Kasten):

- Die Blätter sind hell gelbgrün (dadurch auffälliger) und stehen nahezu senkrecht, so daß die Rosette einen Zylinder formt, der die umgebende Vegetation überragt (Höhe etwa 33 cm). In diesen Zylinder können Insekten hineinfallen.
- Die innere Oberfläche jedes Blattes ist mit einer feinen pulvrigen Wachsschicht bedeckt, die leicht abblättert. Die Wachsschicht verhindert, daß Insekten den Zylinder wieder verlassen können. Versuche mit am Standort vorkommenden Ameisen ergaben, daß diese zwar in einem Marmeladenglas die Wände hochkrabbeln konnten, aber die Blätter von *Brocchinia reducta* für sie unbezwingbar waren. Wurde die Wachsauflage vorsichtig entfernt, so entkamen die Ameisen ohne Schwierigkeiten.
- Die Flüssigkeit in den Tanks ist extrem sauer (pH 2,8-3), die Ursache ist jedoch unklar. Es wurden bei *Brocchinia* keinerlei Drüsen gefunden, die Säure(n) absondern. Die Herkunft von Verdauungsenzymen ist ebenfalls unklar. Vielleicht werden die Leichen durch die Tätigkeit von Bakterien zersetzt, die dadurch Nährstoffe und Mineralsalze freisetzen.
- Die Tank-Flüssigkeit verströmt einen nektarähnlichen Duft, wie er für Bromeliaceae einmalig sein soll. Andere *Brocchinia*-Arten (*B. acuminata, B. micrantha, B. steyermarkii, B. tatei*) wiesen keinen oder nur sehr wenig Duft auf. (Möglicherweise tritt dieser Duft nur am natürlichen Standort auf. 1994 hatte ich kurz eine *Brocchinia reducta* zur Pflege und konnte keinen Duft feststellen.[2])
- Tatsächlich wurden in Zylindern von *Brocchinia* sehr viele ertrunkene Insekten gefunden. 90% der Tiere waren Ameisen. Allerdings leben im Tankwasser die Larven von zwei Moskito-Arten als Kommensalen (Mitesser).
- Es kommen, wie schon erwähnt, Trichome vor, die der Nährstoff- und Mineralsalzaufnahme dienen.

Der zweite Teil der oben gegebenen Definition von carnivoren Pflanzen ist bei *Brocchinia reducta* höchstwahrscheinlich erfüllt. Der erste Teil, wonach die aufgenommenen Nährstoffe und Mineralsalze das Überleben, Wachstum oder verstärkte Reproduktion von *Brocchinia* fördern, konnte bisher noch nicht nachgewiesen werden. Da die Pflanze aber auf nährstoffarmen Böden wächst, auf denen viele andere Carnivore vorkommen, dürfte sie mit großer Wahrscheinlichkeit Vorteile daraus ziehen.

Die Einstufung der *Brocchinia reducta* als Carnivore ist aber, wie schon mehrfach erwähnt, nicht unumstritten (RAUH 1990, pers. Mitt.).

Abb. 3: Saugschuppe einer Brocchinia reducta *(REM-Aufnahme). Maßstab: 50µm. Foto: Manfred RUPPEL.*

Die Entstehung der Carnivorie bei Brocchinia reducta

Die nächstverwandten Arten sind *B. hechtioides* und *B. tatei* (SMITH & DOWNS 1974). *B. tatei* wächst epiphytisch auf Bäumen und besitzt eine bromeliaceentypische Tankrosette. Die Blätter stehen fast waagrecht ausgebreitet und dienen dazu, im Wald genügend Licht einzufangen.

Folgende Präadaptationen trugen dazu bei, daß in der Gattung *Brocchinia* Carnivore entstehen konnten:

- Setzt man *B. tatei* starkem Sonnenlicht aus, so wachsen die Blätter steiler nach oben, wodurch die beleuchtete Fläche reduziert wird. Auf diese Weise könnte sich der Zylinder von *B. reducta* formiert haben; sie wächst in der freien Landschaft und ist dem vollen Sonnenlicht ausgesetzt.
- Im Licht verstärkt *B. tatei* die Wachsauflage, möglicherweise um einen Teil des Sonnenlichts zu reflektieren, aber auch um die Transpiration einzuschränken. Diese Wachsauflage ist gleichzeitig rutschig für Insekten.
- Der sehr niedrige pH-Wert der Tankflüssigkeit gibt zur Zeit noch Rätsel auf. Er könnte mit der Verdauung im Zusammenhang stehen.
- Der nektarähnliche Geruch kann auch bei anderen *Brocchinia*-Arten festgestellt werden, wenn die Blätter zerbrochen werden. *Brocchinia reducta* setzt diesen Duft verstärkt frei.
- Alle Bromeliaceae besitzen Trichome, die je nach Art mehr oder weniger der Nährstoff- und Mineralsalzaufnahme dienen.

Der Weg könnte, zusammenfassend, ungefähr so abgelaufen sein: Eine Vorläuferform, die im Wald siedelt, hat normale Rosetten, die Regenwasser auffangen. Eine leichte Wachsschicht schützt die Blätter. Trichome nehmen das Wasser und aus dem einfallenden Detritus Nährstoffe und Mineralsalze auf. Der *Brocchinia*-eigene Duft wird nur geringfügig freigesetzt. Die besagte Vorläuferform siedelt, mehr oder weniger zufällig, auf freien nähr-

Brocchina reducta als Carnivore

- Blattrosette formt einen Zylinder.
- Oberfläche jedes Blattes ist mit einer feinen pulvrigen Wachsschicht bedeckt.
- Tankflüssigkeit ist extrem sauer.
- Tankflüssigkeit verströmt einen nektarähnlichen Duft.
  - → Tatsächlich wurden sehr viele ertrunkene Insekten gefunden.
- Trichome, die der Nährstoffaufnahme dienen.

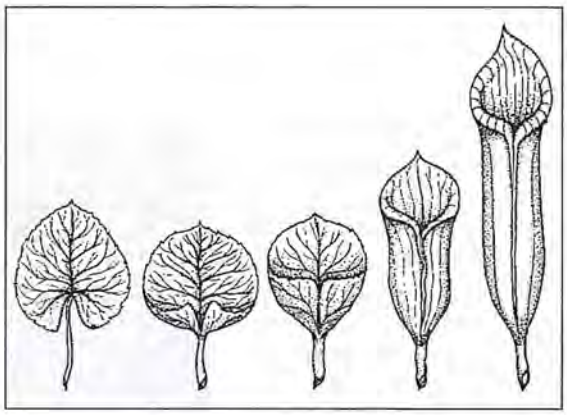


Abb. 4: Mögliche Stadien in der mutmaßlichen Entwicklung vom „normalen" zum Schlauchblatt (nach BRAEM 1992).

stoffarmen Flächen. Die Blätter werden steiler gestellt, die Wachsauflage verstärkt. Zufällig hereinfallende Insekten verstärken die Überlebenschancen von solchen Pflanzen, die die Blätter am steilsten stellen, am meisten Wachs auflagern, verstärkt den Duft abgeben und rasch freigesetzte Nährstoffe und Mineralsalze über die Trichome aus dem Tankwasser aufnehmen.

Brocchinia ist einmalig unter den Blütenpflanzen. Sie wurde erst in jüngster Zeit als wahrscheinlich fleischfressend erkannt und ist die einzige Carnivore, in deren Gattung (bzw. Familie) auch nicht-carnivore Arten vorkommen.[3] Dies ist von Vorteil, wenn man über den Weg ihrer Entstehung spekulieren will. Kann nun die hypothetische Entwicklung Entwicklung von *Brocchinia reducta* die Entstehung von anderen Carnivoren erklären oder zumindest plausibel machen?

Brocchinia als Modell für die Entstehung anderer Carnivoren?

Die Eigenschaften, die die Gattung *Brocchinia* befähigten, Carnivorie auszubilden, waren schon vorher vorhanden. Das sind die anatomische Form, die Wachsauflage, der Duft und die Nährstoff- bzw. Mineralsalzaufnahme über Trichome. Damit handelt es sich um eine Optimierung und Spezialisierung vorhandener Strukturen und Fähigkeiten in Anpassung an spezielle Umweltgegebenheiten der *Brocchinia*, aber nicht um eine (Höher-)Entwicklung (=Makroevolution). Es kommen keine neuen Strukturen oder Eigenschaften hinzu, vorhandene werden nur mikroevolutiv modifiziert. Mikroevolution heißt Evolution innerhalb vorgegebener Organisationsmerkmale, also quantitative Veränderungen *bereits vorhandener* Organe, Strukturen oder Baupläne. Im Gegensatz dazu würde Makroevolution die Entstehung neuer, bisher nicht vorhandener Organe, Strukturen und Bauplantypen bedeuten. Damit verbunden ist die Entstehung *qualitativ* neuen genetischen Materials (JUNKER & SCHERER 1992). Jedoch liegt die Entstehung der o.g. Eigenschaften (Anatomie, Wachs, Duft, Trichome) weiterhin im Dunkeln.

Interessant ist, daß die Merkmale, durch die sich carnivore Pflanzen auszeichnen (wie Düfte, besonders geformte Blätter, Leitelemente, sekretorische und absorbierende Drüsen oder die Fähigkeit zur schnellen Bewegung), für sich keine Besonderheit sind. Man denke an die schnellen Blattbewegungen bei der Mimose (*Mimosa pudica*), an die Nektar- und Duftdrüsen in vielen Blüten, urnenförmige Blätter bei *Dischidia* usw. Was den Carnivoren ihren einzigartigen Charakter verleiht, ist die Tatsache, daß eine Vielzahl derartiger Merkmale auf jeder einzelnen Pflanze als Gesamtheit auftritt (HESLOP-HARRISON 1980). Es überrascht nicht, wenn DARWIN diese Pflanzen als „Meister der Evolution" bezeichnet (DARWIN 1875), jedoch ist die Frage der Entstehung von Carnivorie nach wie vor ein schwieriges, bisher nicht geklärtes Problem (BREIMHORST 1988).

Reicht ein hypothetischer Selektionsvorteil aus, um die Evolution einer Struktur zu belegen?

Nehmen wir an, eine Pflanze bilde einfache Rosetten (ohne Tank). Nur in den (kleinen) Blattachseln steht manchmal etwas Wasser. Die Pflanze vergrößert ihre Oberfläche durch Haare und kann das zeitweilig in ihren Blattachseln stehende Wasser dadurch nutzen. Es müßten nun Umweltbedingungen postuliert werden, die den Nutzern des Achselwassers eine höhere Überlebensrate (fitness) ermöglichen, als solchen, die das nicht tun. Sind solche Umweltbedingungen vorstellbar? Möglich wäre ein Wachstum auf Standorten, die sich durch eine gewisse Wasserarmut auszeichnen, es aber an Regen trotzdem nicht fehlt. Denkbar wäre ein Wachstum auf anderen Pflanzen (als Epiphyt) oder auf Felsen. Je besser es der Pflanze gelingt, das Wasser aufzufangen (=schrittweise anatomische Änderungen zur Tank-Bromelie) und es zu nutzen (=schrittweiser Ausbau der Haare), um so mehr kann sie sich in ihrer neuen Nische dauerhaft behaupten. Dies entspräche letztlich einer *Brocchinia tatei*. Der Weg zur Carnivoren *B. reducta* ist ja oben beschrieben. Ein anderes typisches Beispiel ist in Abb. 4 dargestellt. Hier soll die Entstehung von schlauchartigen Fangblättern (z. B. bei der Kannenpflanze *Nepenthes*) plausibel gemacht werden.

Es handelt sich hier um typische Evolutionsvorstellungen, die dadurch gekennzeichnet sind, daß mehrere hypothetische Stadien hintereinander gestellt werden, von denen jedes einen Selektionsvorteil gegenüber dem vorigen aufweist. Üblicherweise wird die Aneinanderreihung von selektionspositiven Stadien als ausreichend betrachtet, um die Plausibilität des evolutiven Vorganges zu belegen. Jedoch stellt eine solche Ableitung eine reine Hypothese dar. Sie beruht nicht auf direkten Beobachtungen. Damit kann diese Hypothese aber weder gestützt noch widerlegt werden.
Das Problem ist auf anatomischer Ebene nicht lösbar, denn denkbare Zwischenstufen können jeder-

zeit formuliert werden. Die Wurzel liegt in der Genetik: Kann ein *genetischer* Mechanismus gefunden werden, der die Entstehung neuer, selektionspositiver Strukturen ermöglicht? Es ist nach dem gegenwärtigen Kenntnisstand nicht sicher, ob die bisher bekannten Evolutionsmechanismen (Mutation, Rekombination u.a.) dafür ausreichen (vgl. SCHERER 1995).

Dank: Den Herren Dr. Herfried KUTZELNIGG, Dr. Reinhard JUNKER und Prof. Dr. Siegfried SCHERER danke ich für konstruktive Kritik und wertvolle Hinweise. Herrn Julio SCHNEIDER und Frau Gislinde KUTZELNIGG danke ich für die Fotos. Dem Palmengarten Frankfurt a.M. danke ich für die Überlassung von Pflanzenmaterial und Herrn Manfred RUPPEL (Universität Frankfurt) für die Anfertigung der REM-Aufnahme.

Anmerkungen

[1] Auch die Insektenfänge der *Brocchinia reducta* führt RAUH (pers. Mitt.) auf zufällige Fänge zurück. Er selbst hat etliche Trichter von *Brocchinia reducta* untersucht und neben viel Detritus natürlich auch Ameisenleichen gefunden.

[2] Meiner Beobachtung nach sind duftende Bromeliaceae allerdings auch nicht einmalig, wie GIVNISH et al. (1984) meinen. Die Bromelioidee *Acanthostachys strobilacea* verströmt einen an Zitronen und Seife erinnernden Duft, wenn man die Blätter leicht reibt.

[3] In einer Pflanzengattung (-familie) sind normalerweise entweder alle oder keine Mitglieder carnivor. Eine Ausnahme scheint eben *Brocchinia* zu machen. Nicht zuletzt deshalb ist ihre Einordnung als Carnivore nicht unumstritten. Die Bromeliaceen bilden ohnehin einen Komplex mit Eigenschaften, die nur bei ihnen vorkommen. Es gibt meines Wissens keine andere Pflanzenfamilie, die „Wasserbecken" anlegt wie die Bromeliaceen. In den „Tümpelchen" lebt eine oft spezialisierte Fauna und Flora. Bekanntestes Beispiel sind die Pfeilgift-Frösche, deren Kaulquappen in den Trichtern leben, oder bestimmte Pflanzen, die nur in den Trichtern von Bromeliaceen wachsen. Daß sich auch tote Tiere in den Zisternen finden lassen, dürfte nicht überraschen. Die Frage ist, ob *Brocchinia* gezielt oder zufällig Insekten fängt.

Literatur

BENZING DH (1980) The biology of the bromeliads. Mad River Press, Eureka (California).

BENZING DH, GIVNISH TJ & BERMUDES D (1985) Absorptive trichomes in *Brocchinia reducta* and their evolutionary and systematic significance. Syst. Bot. *10*, 81-91.

BRAEM GJ (1992) Fleischfressende Pflanzen. Arten und Kultur. Naturbuch, Augsburg.

BREIMHORST D (1988). In: Stadt Frankfurt am Main (Hrsg.) Tierfangende Pflanzen. Palmengarten Sonderheft. S. 25-34.

DARWIN C (1875) Insectivorous plants. Appleton, London.

FISH D (1976) Structure and composition of the aquatic invertebrate community inhabiting bromeliads in South Florida and the discovery of an insectivorous bromeliad. Ph. D. Diss. University of Florida, Gainesville.

GIVNISH TJ, BURKHARDT EL, HAPPEL RE & WEINTRAUB JD (1984) Carnivory in the bromeliad *Brocchinia reducta*, with a cost/benefit model for the general restriction of carnivorous plants to sunny, moist, nutrient-poor habitats. Am. Nat. *124*, 479-497.

Herder Lexikon der Biologie (1994), Red.: BECKER U, GANTER S, JUST C & SAUERMOST R (Projektleitung), Spektrum, Akad. Verl., Heidelberg, Berlin, Oxford.

HESLOP-HARRISON Y (1980) Fleischfressende Pflanzen. In: Spektrum d. Wissensch., Erstedition, Weinheim.

JUNKER R & SCHERER S (1992) Entwicklung und Geschichte der Lebewesen. 3. Auflage, Weyel, Gießen.

MCWILLIAM EL (1974) Evolutionary ecology. In: SMITH & DOWNS (1974), pp. 40-55.

NEUHAUS K (1995a) Die Familie der Bromeliaceae – ein oder mehrere Grundtypen? Stud. Int. J. *2*, 15-19.

NEUHAUS K (1995b) Alle Bromelien tragen Saugschuppen. Bromelie *1*,9-10.

OWEN TP & THOMSON WW (1991) Structure and function of a spezialized cell wall in the trichomes of the carnivorous bromeliad. Can. J. Bot. *69*, 1700-1706.

OWEN TP & THOMSON WW (1988) Sites of leucine, arginine and glycin accumulation in the absorptive trichomes of carnivorous bromeliad. J. Ultrastruct. Mol. Struct. Res. *101*, 215-223.

OWEN TP, BENZING DH & THOMSON WW (1988) Apoplastic and ultrastructural characterization of the trichomes from the carnivorous bromeliad *Brocchinia reducta*. Can. J. Bot. *66*, 941-948.

PICADO C (1913) Les Broméliacées epiphytes considérées comme milieu biologique. Bull. Sci. France Belg. Ser. 7(47), 216-360.

RAUH W (1990) Bromelien. Tillandsien und andere kulturwürdige Bromelien. Ulmer, Stuttgart.

REES WE & ROE NA (1980) *Puya raimondii* (Pitcairnioideae, Bromeliaceae) and birds: a hypothesis on nutrient relationships. Can. J. Bot. *58*, 1262-1268.

SCHERER S (1995) Höherentwicklung bei Bakterien: Ist ein molekularer Mechanismus bekannt? In: MEY J, SCHMIDT R & ZIBULLA S (Hg) Streitfall Evolution. Stuttgart, S. 85-104.

SCHMUCKER T & LINNEMANN G (1959) Carnivorie. In: Ruhland Handbuch zur Pflanzenphysiologie, Band 11.

SCHNEIDER J (1994) *Brocchinia reducta* – eine fleischfressende Bromelie aus dem Guayana-Hochland Venezuelas. Palmengarten *58*, 54-59.

SMITH LB & DOWNS RJ (1974) Flora Neotropica Monograph. 14(1): Pitcairnioideae. New York.

SMITH LB & DOWNS RJ (1977) Flora Neotropica Monograph. 14(2): Tillandsioideae. New York.

SMITH LB & DOWNS RJ (1979) Flora Neotropica Monograph. 14(3): Bromelioideae. New York.

VARADARAJAN GS & GILMARTIN AJ (1988a) Phylogenetic relationships of groups of genera within the subfamily Pitcairnioideae (Bromeliaceae). Syst. Bot. *13*, 283-293.

VARADARAJAN GS & GILMARTIN AJ (1988b) Taxonomic realignments within the subfamily Pitcairnioideae (Bromeliaceae). Syst. Bot. *13*, 294-299.

VARADARAJAN GS & GILMARTIN AJ (1988c) Seed morphology of the subfamily Pitcairnioideae (Bromeliaceae) and its systematic implications. Am. J. Bot. *75*, 808-818.

Problembereiche der evolutionären Deutung von Ähnlichkeit

Reinhard Junker, Rosenbergweg 29,
D-72270 Baiersbronn

Zusammenfassung: **Als homolog bestimmte Ähnlichkeiten werden evolutionstheoretisch durch gemeinsame Abstammung gedeutet. Unter evolutionstheoretischen Prämissen sollte bei genügender Datenkenntnis eine widerspruchsfreie Rekonstruktion der Stammesgeschichte durch Auswertung von Merkmalsübereinstimmungen möglich sein. In der Praxis der phylogenetischen Systematik, bei der Erklärung sexueller, serieller und symmetrischer Homologien sowie von Unterschieden in der Ontogenese homologer Organe tritt jedoch eine Reihe von Schwierigkeiten auf, die auf grundlegende Probleme evolutionärer Deutungen des Ähnlichkeitsmusters der Lebewesen verweisen.**

Im Beitrag „Der Ähnlichkeitsbeweis der Evolution – ein Zirkelschluß?" (JUNKER 1995) wurde gezeigt, daß das hierarchisch abgestufte Ähnlichkeitsmuster der Organismen eine Deutung durch Evolution nicht erzwingt. Denn es kann nicht ausgeschlossen werden, daß sowohl die als homolog bestimmten als auch die als konvergent gedeuteten Ähnlichkeiten vollständig durch funktionelle Erfordernisse verstehbar sind und Evolution als Erklärung mithin nicht erforderlich ist. Daraus wurde gefolgert, daß es den „Homologiebeweis" der Evolution nicht gibt. Dennoch steht der Ähnlichkeitsbefund einer evolutionstheoretischen Deutung offen. Im folgenden soll anhand einschlägiger Befunde zur Ähnlichkeit der Organismen geprüft werden, wie gut sich die Merkmalsübereinstimmungen im evolutionären Deutungsrahmen interpretieren lassen. Im evolutionären Kontext sollen Schlußfolgerungen abgeleitet und auf ihre Datenverträglichkeit getestet werden.

Zum Ähnlichkeitsbefund gehören nicht nur interspezifische Homologien adulter (ausgewachsener) Organismen (homologe Ähnlichkeiten bei verschiedenen Arten), sondern auch seriale, sexuelle und symmetrische Homologien sowie Befunde aus der Embryologie. Zur Beurteilung der Erklärungskraft der Evolutionslehre müssen auch diese Befunde herangezogen und bewertet werden.

Apomorphie: abgeleitetes („höher entwickeltes") Merkmal

Homologie: Gleichwertigkeit von Strukturen oder Organen im Bau und in der Lage im Gesamtorganismus, unabhängig von deren Funktion.

Konvergenz: mehrfach unabhängig entstandenes baugleiches Merkmal

Plesiomorphie: ursprüngliches („primitives") Merkmal

Gelangt man aufgrund von Merkmalsvergleichen zu einem widerspruchsfreien phylogenetischen System?

Wenn Homologien durch einen Abstammungs- und Aufspaltungsprozeß entstehen, sollte es bei genügender Datenkenntnis möglich sein, aus ihrem Auftreten ein widerspruchsfreies phylogenetisches System zu (re)konstruieren. Das resultierende System sollte den realen Abstammungszusammenhang testbar und widerspruchsfrei (hypothetisch) darstellen. Dieses Ziel verfolgt die phylogenetische Systematik (HENNIG 1982).

Testbarkeit bedeutet, daß es theoriekonforme Kriterien zur Erkennung von Homologien und Konvergenzen geben muß, die in konkreten Fällen zu sicheren Ergebnissen führen. Dies ist wichtig, da nur Homologien (genauer: Apomorphien, s. u.) für eine phylogenetische Systematik ausgewertet werden können.

Widerspruchsfrei heißt, daß die Merkmalsverteilungen der untersuchten Taxa nicht zu Konflikten oder Unverträglichkeiten in der Stammbaumrekonstruktion führen sollten.

Darüber hinaus sollten postulierte Entwicklungswege den allgemein akzeptierten Evolutionsmechanismen nicht widersprechen. Beispielsweise ist aufgrund der bekannten Evolutionsmechanismen eine „hopeful-monster-Evolution" nur in bescheidenem Umfang möglich. Allerdings wird in der phylogenetischen Systematik gemäß ihrer Arbeitsvorschrift nicht nach Evolutionsmechanismen gefragt. Daher soll schon an dieser Stelle kritisch angemerkt werden, daß die Absehung von der Mechanismenfrage wesentliche Aspekte biologischer Realität ausblendet und damit zu einem (inhaltlich und methodisch) fragwürdigen Reduktionismus führt. (Bei einer nicht-phylogenetisch orientierten Systematik könnte die Mechanismenfrage dagegen berechtigtermaßen ausgeblendet werden.)

Das Ziel der phylogenetischen Systematik ergibt sich folgerichtig aus der Voraussetzung einer mono-

Stud. Int. J. 3 (1996), 18 – 25

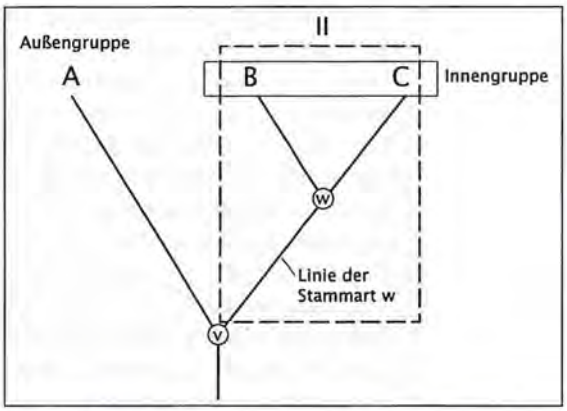


Abb. 1: Demonstration einer „evolutionären Art" und einer „Abstammungsgemeinschaft". Eine evolutionäre Art verläuft von der Aufspaltung einer Art bis zur nächsten Trennung – unabhängig vom Ausmaß des postulierten evolutiven Wandels; in der Abbildung also von v bis w. Auch wenn nach der Aufspaltung von w eine der beiden Arten B oder C sich gegenüber w nicht mehr ändert, wird B bzw. C als andere evolutionäre Art von w unterschieden. Die Abstammungsgemeinschaft II – ein „phylogenetisches Taxon" – besteht aus den beiden Arten B und C und der Stammart w. (Nach Ax 1988)

phyletischen (allenfalls oligophyletischen) Abstammung aller Lebewesen. Beim Versuch, eine den Evolutionsverlauf widerspiegelnde Systematik zu entwickeln, ergeben sich jedoch Schwierigkeiten, die auf grundlegende Probleme evolutionärer Deutungsweisen des Ähnlichkeitsmusters der Lebewesen verweisen. Sie sollen im folgenden erläutert und diskutiert werden.

Die Grundeinheit der phylogenetischen Systematik sind *evolutionäre Arten*. Darunter versteht man Fortpflanzungsgemeinschaften in der Zeit, deren Lebensspanne mit der Spaltung einer existierenden Art beginnt und mit dem Aussterben oder einer nachfolgenden Spaltung endet (Ax 1988, 25ff.; Hennig 1982, 62ff.; Willmann 1985; Abb. 1). In der phylogenetischen Systematik werden neben den *Individuen* und *evolutionären Arten* nur noch *geschlossene Abstammungsgemeinschaften* als biologische Realitäten anerkannt (Ax 1988; Abb. 1; vgl. Erläuterungen in der Bildunterschrift).[1]

Auf dieser Basis erfolgen Homologiefeststellungen und phylogenetische Systematik folgendermaßen: Geschlossene Abstammungsgemeinschaften sind erkennbar, wenn sie mindestens *ein* genuines gemeinsames Eigenmerkmal besitzen, das sonst nicht vorkommt. Bestimmte Übereinstimmungen in den Merkmalsmustern miteinander verglichener Arten bilden die Basis für Hypothesen über die phylogenetische Verwandtschaft zwischen Arten.

Übereinstimmungen von Merkmalen sind jedoch verschieden interpretierbar (Abb. 2):

1. als Synapomorphien; sie beziehen sich auf Homologien eines Monophylums, d. h. auf Homologien, die exklusiv in einer bestimmten geschlossenen Abstammungsgemeinschaft vorkommen,
2. als Symplesiomorphien; sie beziehen sich auf Homologien *verschiedener* Abstammungsgemeinschaften[2],
3. als Konvergenz; dabei handelt es sich um Merkmalsübereinstimmungen, die unabhängig voneinander in getrennten Abstammungslinien entstanden sind.

Die phylogenetische Systematik besitzt nun aber keinen empirischen Maßstab zur Unterscheidung der Alternative Homologie – Konvergenz (Ax 1988), d. h. zur Bestimmung, ob eine Merkmalsübereinstimmung durch gemeinsame Abstammung bedingt oder unabhängig entstanden ist.[3] Wie kann dennoch zwischen Homologien und Konvergenzen unterschieden werden? Es geschieht durch Abzählung (und evtl. Gewichtung, s. u.) von jeweils zu postulierenden Konvergenzen bei konkurrierenden Stammbaumrekonstruktionen. Diejenige Rekonstruktion, die mit der geringsten Anzahl von Konvergenzpostulaten auskommt, ist als die wahrscheinlichste anzusehen. Daraus ergeben sich die Feststellungen über Konvergenzen. „Die Formulierung von Hypothesen über Synapomorphie oder Konvergenz apomorpher Übereinstimmungen vollzieht sich im Rahmen des Prinzips der sparsamsten Erklärung" (Ax 1988, 88; vgl. S. 89; Wirth 1984, 16).

Das Phänomen der Konvergenz ist keine Randerscheinung, mit der es die phylogenetische Systematik nur in seltenen Sonderfällen zu tun hätte, sondern es ist weit verbreitet. Einige besonders

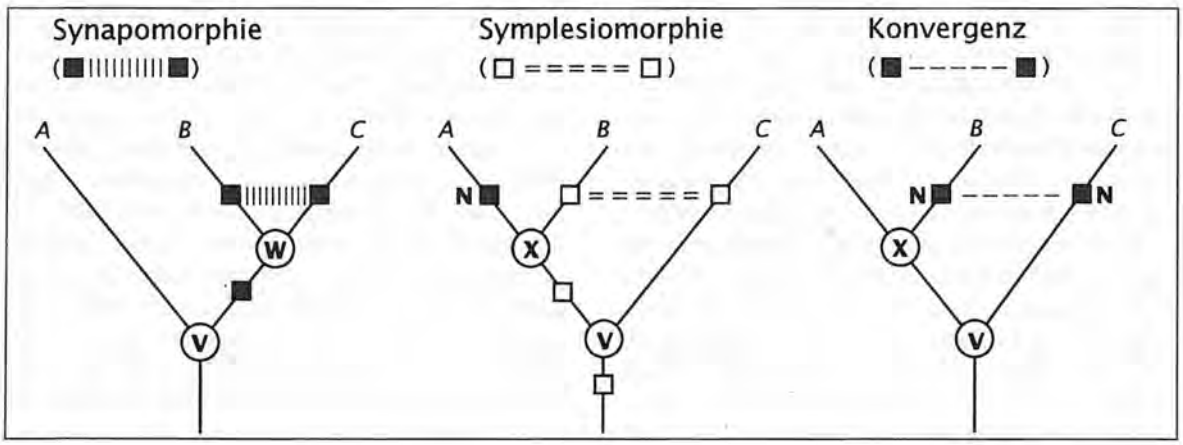


Abb. 2: Drei Möglichkeiten der Ursachen für Übereinstimmungen zwischen zwei Arten bzw. Abstammungsgemeinschaften (B und C). N = evolutionäre Neuheit. (Nach Ax 1988)

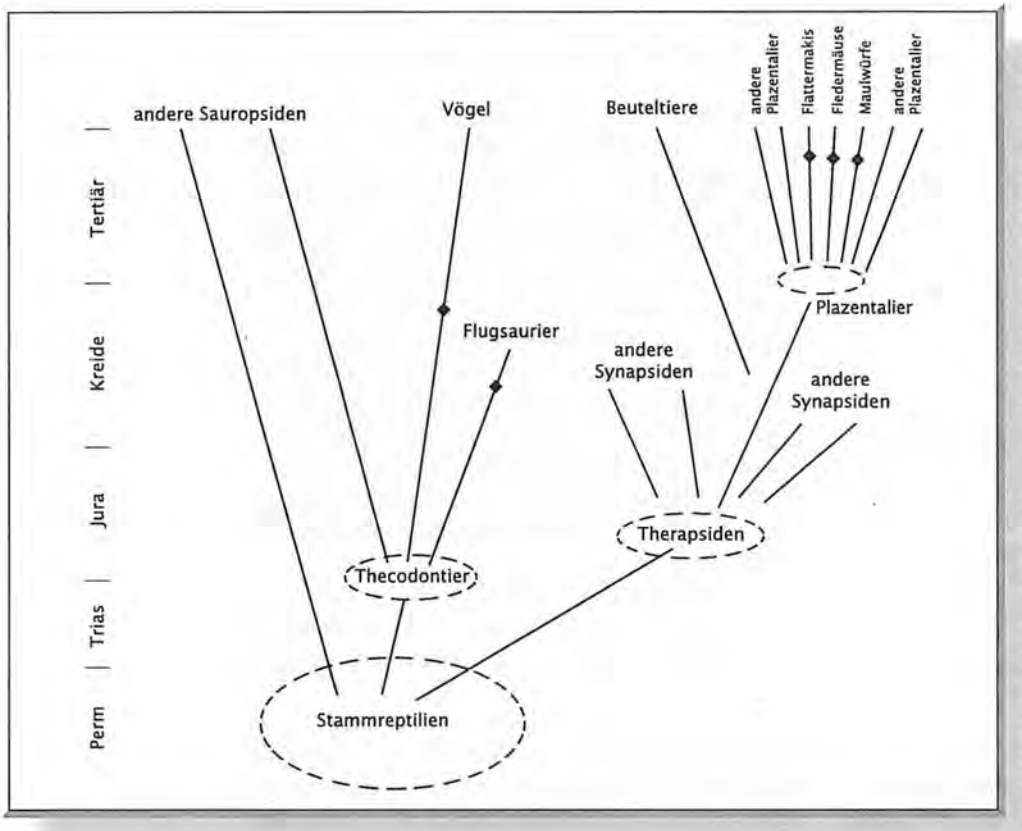


Abb. 3: Vereinfachter Stammbaum mit der Position der Organismengruppen, die einen Brustbeinkiel besitzen (◆). Eine homologe Bildung kommt bei Vögeln, Flugsauriern, Flattermakis, Fledermäusen und Maulwürfen vor; sie muß trotz vergleichend morphologisch begründbarer Homologie phylogenetisch konvergent gedacht werden, da die jeweiligen evolutionär zu postulierenden gemeinsamen Vorfahren unspezialisiert gewesen sein müssen, d. h. keinen Brustbeinkiel besessen haben können. Evolutionäre Verbindungen nach KÄMPFE (1985), ROMER (1968) und LAMBERT (1988), stark vereinfacht.

augenfällige Beispiele sind die Warmblütigkeit bei Vögeln und Säugetieren (sie soll unabhängig erworben worden sein), das Vorkommen eines Brustbeinkiels bei Vögeln, Flugsauriern und Fledermäusen (Abb. 3); pneumatisierte (lufthaltige) Knochen bei Flugsauriern und Vögeln. Mindestens 40 mal unabhängig voneinander sollen im Laufe der Evolution Photorezeptoren oder Augen erworben worden sein (MAYR 1984, 491). Fleischfressende Pflanzen verteilen sich auf ganz unterschiedliche Familien, ebenso CAM-Pflanzen (Pflanzen mit speziellen Stoffwechselfähigkeiten zur effektiven Nutzung von CO_2) und sukkulente Pflanzen. Weiter können zahlreiche Bestäubungs- und Verbreitungsmechanismen von Samen und Früchten (z. B. Federschweifflieger- und Schirmchenbau, Angelhaken-Mechanismen etc. in nicht näher verwandten Pflanzenfamilien) oder der Besitz von Ölkörpern an Samen zur Anlockung von Ameisen und zur Verbreitung durch sie genannt werden usw.

In vielen Fällen kann freilich geltend gemacht werden, daß Stammbaumrekonstruktionen in einer Weise möglich sind, daß wesentlich mehr Apomorphien als Konvergenzen vorliegen. So gesehen hat sich die phylogenetische Systematik oftmals bewährt. Doch auch das Gegenteil kommt in seteneren Fällen vor, Pattsituationen, die eine Entscheidung bei konkurrierenden Stammbaumrekonstruktionen nicht erlauben, ohne daß eine Merkmalsgewichtung vorgenommen wird (Ax 1988, 93). Wie gut die phylogenetische Rekonstruktion gelingt, kann hier nicht generell bewertet, sondern muß von Fall zu Fall geprüft werden. An dieser Stelle geht es nur um die Feststellung, daß es kaum phylogenetische Systeme gibt, die keine „unschönen" Konvergenzen annehmen müssen.

Die Merkmalsverteilung bei den Arten und Organismengruppen erlaubt es also in der Regel nicht, phylogenetische Systeme zu (re)konstruieren, die von auffälligen Konvergenzen frei wären. Dies hat folgende Konsequenz: Versucht man Organismen in einem phylogenetischen System anzuordnen, muß man bei zahlreichen Merkmalsübereinstimmungen Konvergenzen postulieren, obwohl nach den vergleichend-biologischen Kriterien (REMANE 1952) zweifelsfrei Homologien vorliegen (Beispiele siehe oben). Dieser Satz bedarf einer näheren Erläuterung: An anderer Stelle (JUNKER 1995) wurde erläutert, daß morphologisch-anatomische Erkennungskriterien für Homologien unabhängig von der phylogenetischen Deutung angewendet werden können (und müssen).

Das Phänomen der Konvergenz ist keine Randerscheinung, sondern weit verbreitet.

In der phylogenetischen Systematik wird mit solchermaßen bestimmbaren Homologien jedoch nicht gearbeitet[4], sondern es werden entsprechend der Merkmalsverteilung in den untersuchten Taxa Synapomorphien, Plesiomorphien und Konvergenzen bestimmt (Abb. 2). In der Praxis tritt nun die Situation auf, daß nach morphologischen Kriterien bestimmte Homologien Konvergenzen oder Apo- bzw. Plesiomorphien sein können (Abb. 4). Die Entscheidung darüber wird nach dem Sparsamkeitsprinzip und aufgrund eines hypothetischen Evolutionsverlaufs gefällt, nicht aber allein anhand der Ähnlichkeit der Einzelstrukturen (vgl. JUNKER 1995). Die evolutionäre Deutung des Ähnlichkeitsmusters wird desto weniger plausibel, je mehr Konvergenzen postuliert werden müssen.

Denn gerade die homologen Ähnlichkeiten werden als entscheidende Ähnlichkeitsindizien für gemeinsame Abstammung gewertet. Wenn nun in vielen Fällen „morphologische Homologien" phylogenetische Konvergenzen sind (also nicht auf gemeinsame Abstammung zurückzuführen sind), schwächt dies die Indizienkraft des Ähnlichkeitsmusters für Evolution.

Konstruktionszwänge versus Sparsamkeitsprinzip

Die mit dem Sparsamkeitsprinzip arbeitende phylogenetische Systematik kann aufgrund des weitverbreiteten Phänomens der Konvergenz unter möglichen Stammbaumvarianten nur in dem Sinne „objektiv" entscheiden, als die Variante mit der geringsten Anzahl von (ggf. vergleichbar „gewichtigen") Konvergenzen am wahrscheinlichsten ist. Außerdem kann die Komplexität der Merkmale berücksichtigt werden. D. h.: Je komplexer ein Merkmal ist, desto unwahrscheinlicher ist seine konvergente Entstehung – ebenfalls ein Sparsamkeitsargument. (Das Maß an Komplexität kann ohne Kenntnis der Genetik allerdings kaum objektiv bestimmt werden.) Der empirische Befund ist nicht allein die entscheidende Instanz, sondern er ist es erst in Verbindung mit einer Vereinbarung, dem Sparsamkeitsprinzip.

> Der Bauplan der Extremität der Landwirbeltiere ist für sich genommen kein unbezweifelbarer Beleg für einmalige Entstehung

Es kann jedoch nicht ausgeschlossen werden, daß der Evolutionsverlauf gar nicht dem „sparsamsten Weg" gefolgt ist – im Gegenteil: Durch die im evolutionstheoretischen Rahmen zu erwartenden Kanalisierungen des Organismenwandels kann (muß) mit „Umwegen" gerechnet werden. Die Frankfurter Senckenbergische Arbeitsgruppe für Phylogenetik geht an dieser Stelle mit ihrer Kritik noch erheblich weiter und setzt grundsätzlicher an: Merkmalsvergleiche seien gar nicht geeignet, Abstammungsverhältnisse zu bestimmen. Lebewesen könnten nicht von Merkmalen aus in ihrem Evoluieren begriffen werden (Gutmann 1989, 19). Vielmehr bestimmten die jeweils vorhandenen Vorkonstruktionen den weiteren möglichen evolutionären Verlauf. Dabei sei durchaus denkbar, daß ein scheinbar homologes Merkmal mehrfach konvergent entstanden ist – entgegen dem Sparsamkeitsprinzip, und zwar deshalb, weil aus konstruktiven Gründen u. U. nur die mehrfache Konvergenz in Frage kommt. Peters (1993) verdeutlicht diese Kritik am Beispiel der Extremitäten der Wirbeltiere. Er

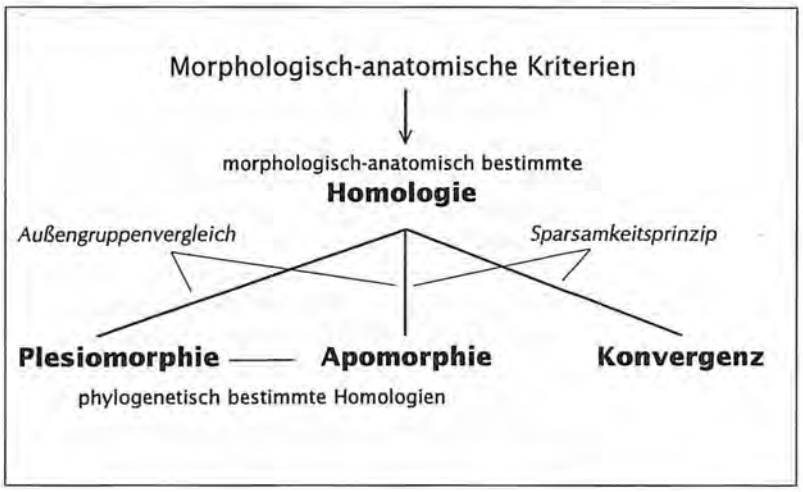


Abb. 4: Der Begriff „Homologie" kann unterschiedlich gebraucht werden, je nachdem, ob er morphologisch-anatomisch oder phylogenetisch definiert wird (vgl. Junker 1995). In der phylogenetischen Systematik werden Merkmalsübereinstimmungen nach bestimmten „Arbeitsvorschriften" nach Apomorphien, Plesiomorphien und Konvergenzen unterschieden (Abb. 2). Nach morphologisch-anatomischen Erkennungskriterien bestimmte Homologien können sich in der phylogenetischen Systematik sowohl als Apomorphien oder Plesiomorphien wie auch als Konvergenzen erweisen. Darin besteht gerade die in diesem Artikel diskutierte Schwierigkeit in der phylogenetischen Systematik, daß sie keinen empirischen Maßstab zur Unterscheidung der Alternative Apomorphie/Plesiomorphie (= phylogenetisch bestimmte Homologie) – Konvergenz besitzt (s. Text).

kommt zum Schluß, daß der Bauplan der Tetrapoden (Landwirbeltier)-Extremität „für sich genommen kein unbezweifelbarer Beweis für einmalige Entstehung, also für die Homologie der Teile und damit für die Monophylie der Träger dieses Bauplans" sein könne. Aus formalen Übereinstimmungen von (komplexen) Strukturen könnten keine voreiligen phylogenetischen Schlüsse gezogen werden.

Merkmalsgewichtung – Lesrichtung – Ökonomieprinzip – Vervollkommnung

Wenn also die phylogenetische Systematik biologischer Realität gerecht werden will, ist eine Gewichtung von Merkmalen unverzichtbar. Ein evolutionärer Verlauf muß unter Berücksichtigung von Konstruktionszwängen hypothetisch erarbeitet werden (Gutmann 1989) und daraus können Gewichtungen abgeleitet werden. Bei dieser Vorgehensweise werden Gewichtungen nicht subjektiv getroffen, sondern ergeben sich aus dem hypothetisch vorgegebenen Evolutionsverlauf.

Die Kausaltheorien der Phylogenetiker (Frage der Mechanismen für Makroevolution) könnten also wertvolle Informationen zur phylogenetischen Bewertung von Merkmalsübereinstimmungen (Apomorphie? Konvergenz?) liefern (vgl. Gutmann 1989, Peters 1993). Allerdings ist der Einbezug der hypothetischen evolutionären Abfolge der Entstehung von Strukturen oder ihres Umbaus insofern

problematisch, als die Mechanismen der Makroevolution weitgehend unbekannt sind (beispielhaft dargestellt in SCHERER 1983, 1984, 1995).

Durch den Verzicht auf Gewichtungen, wie er von AX (1988, 93) gefordert wird, könnte ein Anschein von besonderer Objektivität der phylogenetischen Systematik erweckt werden. Denn Gewichtungen beinhalten entweder subjektive Wertungen oder sind theorieabhängig. In Einzelfällen gehen die Meinungen folglich immer wieder auseinander. Tatsächlich aber wäre der Verzicht auf Gewichtung auch nicht objektiver als ihre Einbeziehung. Denn Verzicht bedeutete eine *Gleichgewichtung* der zugrundegelegten Merkmale und das stellt ja auch bereits eine Wertung dar.

Durch Merkmalsgewichtung wird also die Realität der organismischen Konstruktionen gebührend in Rechnung gestellt. Auf diese Weise könnte man bestimmten Homologiefeststellungen mehr Gewicht verleihen als konkurrierenden. Merkmalsgewichtungen können auf der Vorgabe hypothetischer evolutionärer Wandlungen beruhen oder die Komplexität der verglichenen Strukturen berücksichtigen. Gewichtungen sind auch dann (leichter) möglich, wenn die Genetik bekannt ist, die den betreffenden Strukturen zugrundeliegt. Doch als absolutes Maß kann die Genetik nicht gelten, denn vieles spricht dafür, daß die Form und die Ausprägung von Lebensstrukturen nicht nur genetisch bedingt ist. Doch führt dies in eine Thematik, die zwar grundlegend für die Biologie ist, den Rahmen dieses Beitrags aber sprengt.

Eine weitere Schwierigkeit besteht darin, die *Richtung* des Evolutionsverlaufs zu bestimmen. Welche Merkmalsausprägung ist ursprünglich, welche abgeleitet (MAYR 1984, 184)? PETERS & GUTMANN (1971) meinen, daß die *Lesrichtung* evolutiver Abwandlungsreihen sich daraus ergebe, daß Evolution ein *Ökonomisierungsprozeß* sei. Bei der Rekonstruktion des Evolutionsverlaufs müßten der Funktionsaspekt und ökonomische Gesichtspunkte berücksichtigt werden. Es müsse beurteilt werden, welcher der beiden zur Diskussion stehenden Evolutionsverläufe eher zunehmende Ökonomisierung bedeute, und daraus ergebe sich die Lesrichtung. Diese Autoren zeigen gerade anhand der Argumentationsweisen der phylogenetischen Systematiker, daß doch nicht der bloße Merkmalsvergleich (wie behauptet wird), sondern daß „Überlegungen über das Fungieren und Funktionieren der untersuchten Merkmale" entscheidend herangezogen werden (vgl. GUTMANN 1989).

Doch auch hier ist Kritik angebracht. Woran soll erkannt werden, daß eine Konstruktion oder ein Organismus ökonomischer gebaut ist als andere? Zu diesem Nachweisproblem gesellt sich die Frage, weshalb die mutmaßlich weniger effektiv funktionierenden Organismen nicht im Laufe der Evolution verdrängt wurden. Weshalb gibt es überhaupt noch Amphibien oder Reptilien mit einem weitaus weniger leistungsfähigen Herz-Blutkreislaufsystem als es Säugetiere besitzen? Offenbar deshalb, weil es für sie in ihrer Umwelt und ihrer Lebensweise entsprechend ökonomischer war, das weniger effiziente Herz-Blutkreislaufsystem zu behalten. Die Herz-Blutkreislaufsysteme sind den Lebensweisen dieser Organismen jeweils angemessen. Eine Veränderung zu größerer Effizienz konnte daher nur in veränderter Umwelt selektiv „gefordert" bzw. begünstigt werden. (Wie plausibel die vorgeschlagenen Szenarien sind, nach denen z. B. einige Fische den ihnen angestammten Lebensraum verließen, um in die neue Umwelt des Festlandes überzugehen, wo Selektionsdrücke eine höhere Effizienz des Herz-Blutkreislaufsystems begünstigen, soll hier nicht diskutiert werden.) Zwar liegt zweifellos verschiedene Effizienz vor, sie hat aber keinen erkennbaren Zusammenhang mit einer Ökonomisierung. Ein Maß für Ökonomie kann nur im Zusammenhang mit den Umweltbedingungen festgestellt werden, nicht durch isolierte Betrachtung der Organismen und ihrer Strukturen. Daraus folgt: Aus der Existenz unterschiedlich effizienter Organausprägungen kann kein zwingendes Argument für eine evolutive Vervollkommnung abgeleitet werden. SUDHAUS (1980, 186) stellt dazu fest: „Beobachtet man die Situation, daß ausgehend von bestehenden Vorstrukturen einer gemeinsamen Ahnenform dieses Merkmal nur in einer phylogenetischen Linie eine Vervollkommnung erfuhr, während in einer anderen die primitive Ausbildung erhalten blieb, obwohl in dieser Linie viele Arten als 'Experimentierstadien' und ein langer Evolutionszeitraum vorliegen, so muß dafür eine Erklärung gesucht werden."

Man kann bezweifeln,
daß der Erwerb neuer Organe
überhaupt etwas mit
Ökonomisierung zu tun hat.

OSCHE (1973) weist in diesem Zusammenhang ebenfalls darauf hin, daß man bereits wissen muß, wohin der Weg führte, um eine Entscheidung über den Grad der Ökonomisierung treffen zu können. So sei es beispielsweise für manche Organismen ökonomischer gewesen, Extremitäten zu erwerben, für andere, sie zu verlieren.

Man kann folglich bezweifeln, daß der Erwerb neuer Organe überhaupt etwas mit Ökonomisierung zu tun hat.

Die Lesrichtung wird in der phylogenetischen Systematik durch den Außengruppenvergleich zu bestimmen versucht. Der Vergleich mit einer Außengruppe (vgl. Abb. 1) soll klären, ob das betrachtete Merkmal abgeleitet oder ursprünglich

ist bzw. auf welchen Merkmalspartner Entsprechendes zutrifft. Die Ausprägung des Merkmals in der Außengruppe wird dann gegenüber der Ausprägung in der Innengruppe als ursprünglich gewertet. Daraus wird die Lesrichtung abgeleitet. Je nach Verteilung der Merkmale können auf diesem Wege jedoch u. U. verschiedene Richtungen plausibel gemacht werden. Als Beispiel kann der Besitz von Brutbeuteln bei Säugetieren genannt werden. Unter den Säugern besitzen die Kloakentiere und Beuteltiere diese Struktur, nicht aber die Plazentalier. Durch den Außengruppenvergleich ist nicht sicher zu entscheiden, ob dieses Merkmal bei diesen beiden Tiergruppen (konvergent) neu erworben wurde (dann handelte es sich um ein abgeleitetes Merkmal) oder ob bei den Plazentaliern eine Reduktion vorliegt (dann wäre der Brutbeutel innerhalb der Säugtiere als ursprünglich zu werten) (vgl. Ax 1988).

Seriale, sexuelle und symmetrische Homologien

Als homolog zu interpretierende Ähnlichkeiten gibt es nicht nur zwischen verschiedenen Arten, sondern auch innerhalb einer Art oder eines Organismus, nämlich seriale Homologien (Homonomien), sexuelle Homologien und symmetrische Homologien.

Seriale Homologien

Unter serialer bzw. repetitiver Homologie versteht man die Bauplangleichheit verschiedener Körperteile desselben Organismus. Man könnte von intraorganismischer Homologie sprechen und interorganismischen oder interspezifischen Homologien gegenüberstellen. Beispielsweise sind die Vorder- und Hinterextremitäten der Wirbeltiere serial homolog. Im Rahmen der Evolutionslehre ergibt sich bei der Erklärung serialer Homologien folgendes Dilemma (man denke dabei z. B. an die Entwicklung der Tetrapodenextremität):

a) entweder wurde eine bereits komplexe Struktur verdoppelt. Das bringt jedoch unübersehbare Schwierigkeiten in der Mechanismenfrage mit sich, denn komplexe Strukturen müssen komplex im Organismus integriert sein. Ein solcher Schritt käme einer „hopeful-monster"-Mutation gleich. Solche Mutationen sind durchaus bekannt – man denke an die homöotischen Mutationen bei der Fruchtfliege *Drosophila*, durch die ganze Körperteile an verkehrten Stellen ausgeprägt werden, oder an Mißbildungen wie die Ausbildung zusätzlicher Finger oder Beine. Aufgrund der genetischen und epigenetischen Verflochtenheit der Körperstrukturen haben sich solche Mutationen für die Evolution jedoch als unbrauchbar erwiesen. Dieser Weg erscheint daher nicht gangbar.[6]

b) Als zweite Möglichkeit kann die Annahme herangezogen werden, daß bereits im Anfangsstadium der phylogenetischen Entstehung die serialen Homologien unter einer gemeinsamen genetischen oder entwicklungsmechanischen Kontrolle standen, wie das bei den Theorien zur Entstehung der Wirbeltierextremitäten gewöhnlich angenommen wird. Dabei wird in allen Varianten von unspezialisierten, ungegliederten Vorstufen ausgegangen (Kiemenbögen, Seitenfalten, äußere Kiemen). Bei dieser Version besteht Erklärungsbedarf dafür, wie die weitere Entwicklung erfolgen konnte. Sie mußte nämlich einerseits parallel verlaufen, andererseits zugleich der unterschiedlichen Spezifität der oberen und unteren Extremität gerecht werden. Ungerichtete Mutationen sind für einen solchen Prozeß nach dem gegenwärtigen Kenntnisstand jedoch überfordert; die Mechanismenfrage bleibt ungeklärt.

Die beiden Versionen a) und b) könnten durch die Annahme verbunden werden, daß die serial homologen Organe zwar auf getrennten Wegen entstanden sind (so sind Brust- und Bauchflossen bei den meisten Fischen ziemlich verschieden), später jedoch unter eine regulative Instanz gerieten. Roth (1984) ist der Auffassung, daß Vorder- und Hinterextremitäten der Tetrapoden analoge Bildungen sind, die erst nachträglich unter gemeinsame genetische Kontrolle kamen. Diese Autorin meint daher, daß paradoxerweise die Extremitäten eines *Vorfahren* einen *geringeren* Grad an Homologie untereinander aufweisen könnten als die Extremitäten eines evolutionär später auftretenden Organismus – entgegen der sonst vorgenommenen phylogenetischen Deutung interspezifischer Homologien. Ähnlich argumentieren Tabin & Laufer (1993): Bei der ontogenetischen Entwicklung der Extremitäten werden *Hox*-Gene exprimiert, die nach der Vermutung dieser Autoren früher nur in der Hinterextremität ausgeprägt wurden. Später aber sollen sie durch eine homöotische Transformation die Struktur der Hinterextremität den vorderen Gliedmaßen aufgeprägt haben. Zuvor sollen sich die Vorder-und Hinterextremitäten etwa wie unter b) beschrieben entwickelt haben. Als Belege für diese Sicht führen Tabin & Laufer (1993) die Quastenflosser an, deren Flossen sehr ähnlich sind. Die Extremitäten der ältesten fossilen Tetrapoden aus dem Devon sind allerdings deutlich verschieden, so daß der Zeitpunkt der postulierten homöotischen Transformation nicht sicher bestimmt werden kann. Die genetische Basis für diese postulierte Transformation ist unbekannt (Tabin & Laufer 1993).

Einige Biologen wollen seriale Homologien strikt aus der Homologieforschung heraushalten; sie seien für die Phylogenetik uninteressant. Damit wird jedoch ein Teil biologischer Realitäten ausgeblendet. Die Befunde liegen vor und bedürfen einer Erklärung.

Sexuelle und symmetrische Homologien

Ähnlich problematisch unter evolutionstheoretischen Prämissen ist die Deutung von *sexuellen Homologien* (Homologien der Sexualorgane). Die weiblichen und männlichen Geschlechtsorgane höherer Wirbeltiere sind unzweifelhaft homolog (gemessen an den morphologischen Homologiekriterien), ohne daß man sie von einem Gebilde einer zwittrigen oder eingeschlechtlichen Ahnenform herleiten könnte. Die aufgrund der Homologiefeststellung übliche Deutung durch gemeinsame Abstammung scheidet auch hier aus, weil die Annahme einer zwittrigen oder eingeschlechtlichen Stammform nicht in den evolutionären Kontext paßt. SUDHAUS stellt dazu fest (1980, 183): „Eine Homologiefeststellung erlaubt nicht in jedem Fall, die entsprechenden Strukturen auf eine gemeinsame Grundstruktur einer Ahnenform zurückzuführen." Phylogenetische Erklärungen serialer und sexueller Homologien sind offensichtlich problematisch. Beispielhaft sei zur Deutung sexueller Homologien nochmals SUDHAUS (1980, 183) zitiert (und dem Leser das Urteil über die Plausibilität der gelieferten Erklärung überlassen): „Die phylogenetische Erklärung muß wohl lauten, daß z. B. während der Herausbildung von Begattungsorganen in der Evolution der Säugetiere der jeweilige Plan des ontogenetischen Zwischenstadiums auf das weibliche Geschlecht übertragen wurde, so daß aus derselben Anlage in anderem Funktionszusammenhang ein divergentes Organ entwickelt werden konnte."

Auch wenn plausible Modelle für die phylogenetische Entstehungsweise seriell und sexuell homologer Organe vorgelegt werden sollten, bleibt die Feststellung, daß vergleichbare morphologische Befunde (Homologien, Homonomien, sexuelle Homologien) teils für phylogenetisch auswertbar erachtet werden, teils aber nicht.

Entsprechen homologen Organen homologe Entwicklungswege?

Im Rahmen der Evolutionslehre wird man am ehesten erwarten, daß homologen Organen homologe Gene und homologe ontogenetische Entwicklungswege entsprechen. Beides ist jedoch nicht der Fall. Homologe Strukturen werden oft auf verschiedenen Wegen ausgebildet (Beispiele bei DE BEER 1971). Dies entspricht nicht den evolutionstheoretischen Erwartungen und verursacht Erklärungsschwierigkeiten. „It appears then that Darwin's usage of the term 'homology', which he defines in the *Origin* as 'relationship between parts which result from their development from corresponding embryonic parts' is just what homology is not" (DE BEER 1971, 14). Ein aufschlußreiches Fallbeispiel dazu erörtert ULLRICH (1994).[6]

Schlußfolgerungen

Die Diskussion hat gezeigt, daß es erhebliche Schwierigkeiten bei der phylogenetischen Deutung von Ähnlichkeiten gibt. Die Schwierigkeiten resultieren teilweise gerade daraus, daß das Merkmalsmuster in einen phylogenetischen Stammbaum gestellt werden muß, da von einer monophyletischen (allenfalls oligophyletischen) Evolution der Organismen ausgegangen wird. Wenn auf postulierte Abstammungsverhältnisse keine Rücksicht genommen zu werden bräuchte (wie es in der numerischen Taxonomie praktiziert wird), könnte man die vorgefundenen Merkmalsmuster der Organismen durch freie Kombination von Einzelmerkmalen bzw. Merkmalskomplexen erklären. Die Existenz von Mosaikformen wie z. B. des Schnabeltiers, dessen erste nach Europa gebrachte Haut für eine Fälschung gehalten wurde (GRZIMEK 1968, 38), könnte viel leichter verstanden werden, wenn eine freie Merkmalskombination möglich wäre. Daher stellt sich die Frage, ob typologische Konzepte aus der Biologie zurecht herausgedrängt wurden. Vielleicht ist auch diese Situation der Grund, weshalb sich typologisches Denken im evolutionären Denkrahmen gehalten hat, wie dies immer wieder (z. B. von AX 1988) kritisiert wird, obwohl das evolutionstheoretische Deutungsschema schon über ein Jahrhundert zugrundegelegt wird.

Anmerkungen

[1] Das Konzept der evolutionären Art hat sehr fragwürdige Konsequenzen. So kann eine Abspaltung einer Gründerpopulation von einer Stammpopulation zu einer neuen Art führen (Beispiele bei JUNKER 1993). Die Stammart bleibt dabei völlig unverändert. Dennoch müßte sie aufgrund der Abspaltung der neuen Art einen neuen Namen erhalten. AX (1988, 35) fordert das ausdrücklich: Die Folgearten müssen „neue Eigennamen erhalten, auch wenn zwischen einer bestimmten Stammart und einer ihrer beiden Folgearten genetische Identität bestehen kann." Daß ein solches Vorgehen nicht allen Biologen einleuchtet, liegt auf der Hand (vgl. HENNIG 1982, 62ff., WIRTH 1984, 30f. und beispielhaft GORTHNER 1984, 59ff.).

[2] Die Bestimmung von Synapomophien und Symplesiomorphien ist nur unter Angabe des taxonomischen Niveaus möglich. Die unterschiedliche Bezeichung verdeutlicht nur das Bezugssystem. Ein Beispiel: Fangbeine bestimmter Insekten sind apomorph, aber auch homolog zu Gliederbeinen, die nicht so spezialisiert gebaut sind. D. h.: Das entsprechende homologe Organ (hier: Gliederbein) kommt auch bei anderen Taxa vor, die die betreffende Synapomorphie (hier: Fangbein) nicht besitzen. *Innerhalb* einer speziellen Gruppe der Fangschrecken sind die Fangbeine jedoch plesiomorph, bezüglich der Nicht-Fangschrecken (also „außerhalb") apomorph.

[3] Die Unterscheidung zwischen Apomorphien und Plesiomorphien erfolgt durch den Außengruppenvergleich. Diese Unterscheidung ist für unsere Betrachtung weniger wichtig.

[4] Ax (1988, 90f.) bestreitet die Existenz von Kriterien der Erkennung von Homologien; die Meinung, Homologien könnten über bestimmte Kriterien festgestellt werden, sei „erkenntnistheoretisch nicht haltbar". Eine Begründung für diese Auffassung geht aus den weiteren Ausführungen dieses Autors nicht unmittelbar hervor. Gutmann (1993) lehnt darüber hinaus den Homologiebegriff sogar ab, weil Homologiefeststellungen auf subjektiver Formerfassung beruhten und weil die Vergleichsmethoden der Homologieforschung keine dreistellige Relation im Vergleichen herstellen könnten.

[5] Am ehesten als brauchbares Modell für die spontane Vermehrung von Organteilen könnten Beispiele aus dem Pflanzenreich dienen wie etwa die Vermehrung von Blütenblättern oder der Anzahl der Blätter in einem Blattquirl (wie sie nicht selten bei der Einbeere *Paris quadrifolia* vorkommt). In der Regel handelt es sich dabei um modifikative, also nicht-erbliche Änderungen. Ob die erblich bedingten Fälle mit der Entstehung serieller Homologien (insbesondere im Tierreich) vergleichbar sind, muß eigens bedacht werden.

[6] Diese interessante Thematik bedarf einer gesonderten Abhandlung.

Dank: Dr. Martin Adler, Peter Klöckner, Dr. Herfried Kutzelnigg, Monika C. Müller, Prof. Dr. Siegfried Scherer und cand. med. Henrik Ullrich danke ich für konstruktive Kritik und wertvolle Hinweise.

Literatur

Ax P (1988) Systematik in der Biologie. Stuttgart.

Gorthner A (1984) Die Bedeutung der Steinheimer Schnecken für die Evolutionstheorie. Mitt. dtsch. malak. Ges. *37*, 56-64.

Grzimek B (1968) Eierlegende Säugetiere. In: Grzimek B (Hg) Grzimeks Tierleben. Band 10. Säugetiere 1. München, S. 37-48.

Gutmann WF (1989) Die Evolution hydraulischer Konstruktionen. Frankfurt/M.

Gutmann WF (1993) Ist Form real? In: Weingarten M & Gutmann WF (Hg) Geschichte und Theorie des Vergleichs in den Biowissenschaften. Frankfurt, S. 91-110.

Hennig W (1982) Phylogenetische Systematik. Berlin und Hamburg.

Junker R (1993) Prozesse der Artbildung. In: Scherer S (Hg) Typen des Lebens. Berlin, S. 31-45.

Junker R (1995) Der Ähnlichkeitsbeweis der Evolution – ein Zirkelschluß? Stud. Int. J. *2*, 18-23.

Kämpfe L (1985) Evolution und Stammesgeschichte der Organismen. Jena

Lambert D (1988) Alles über die Dinosaurier. Würzburg.

Mayr E (1984) Die Entwicklung der biologischen Gedankenwelt. Heidelberg.

Osche G (1973) Das Homologisieren als eine grundlegende Methode der Phylogenetik. Aufs. Reden Senckenb. naturf. Ges. *24*, 155-165.

Peters DS (1993) Konstruktionszwänge bei der Skelettentwicklung am Beispiel der Tetrapoden-Gliedmaßen. Praxis der Naturwiss. – Biologie *8/42*, 38-42.

Peters DS & Gutmann WF (1971) Über die Lesrichtung von Merkmals- und Konstruktions-Reihen. Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. *9*, 237-263.

Remane A (1952) Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Leipzig.

Remane J (1989) Die Entwicklung des Homologie-Begriffs seit Adolf Remane. Zool. Beitr. *32*, 497-503.

Romer AS (1968) Vertebrate Paleontology. Chicago.

Roth VL (1984) On homology. Biol. J. Linn. Soc. *22*, 13-29.

Scherer S (1983) Basic functional states in the evolution of cyclic photosynthetic electron transport. J. theor. Biol. *104*, 289-299.

Scherer S (1984) Transmembrane electron transport and the theory of neutral evolution. Origins of Life *14*, 725-731.

Scherer S (1995) Höherentwicklung bei Bakterien: Ist ein molekularer Mechanismus bekannt? In: Mey J, Schmidt R & Zibulla S (Hg) Streitfall Evolution. Stuttgart, S. 85-104.

Sudhaus W (1980) Problembereiche der Homologienforschung. Verh. Dtsch. Zool. Ges. *73*, 177-187.

Tabin C & Laufer E (1993) *Hox* genes and serial homology. Nature *361*, 692-693.

Ullrich H (1994) Embryologie und Homologie: Die Gaupp-Reichertsche Theorie. Stud. Int. J. *1*, 11-20.

Willmann R (1985) Die Art in Raum und Zeit. Berlin und Hamburg.

Wirth U (1984) Die phylogenetische Systematik (Das Prinzip von Hennig). Mitt. dtsch. malak. Ges. *37*, 6-35.

Amphibische Vorstufen der Walartigen (Cetacea)?

Frieder Zimbelmann, Birkenweg 17,
67366 Weingarten

Zusammenfassung: **Über die Abstammung der Wale wurde intensiv geforscht und viel publiziert. Dennoch liegt dazu bisher keine widerspruchsfreie Theorie vor. Fossilien, die die mutmaßliche stammesgeschichtliche Entwicklung von landlebenden Säugetieren bis hin zu den rezenten Walen belegen, fehlen weitgehend. Einigen Vertretern der nur fossil bekannten Archaeoceti („Urwale") wird jedoch eine Schlüsselstellung in der Evolution der Wale zugeschrieben. Die Interpretation dieser großenteils fragmentarischen Fossilien ist allerdings nicht unumstritten. Moderne molekularbiologische Untersuchungsergebnisse widersprechen sogar der bislang üblichen Eingliederung der Pottwale bei den Zahnwalen.**

Der in unserer Umgangssprache immer noch gebräuchliche Ausdruck „Walfisch" gibt Zeugnis davon, daß man die Wale lange Zeit für Fische gehalten hat. Erst im ausgehenden 17. Jahrhundert wurde diese Tiergruppe endgültig den Säugetieren zugeordnet (RAY 1693). Der Grund für die frühere Zuordnung zu den Fischen liegt in der perfekten Anpassung der Wale an ein permanentes Leben im Wasser. In ihrem äußeren Erscheinungsbild erinnert zunächst kaum etwas an ihre Verwandtschaft mit landlebenden Säugetieren. Da Wale jedoch mit Lungen atmen, lebende Junge zur Welt

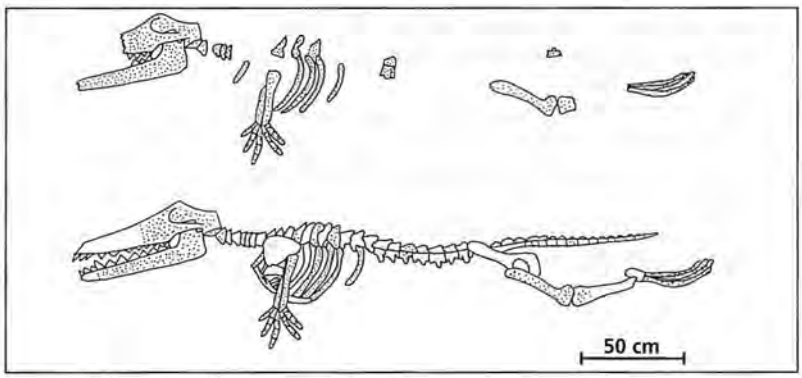


Abb. 1: Ambulocetus. *Oben die fossil erhaltenen Teile des Skeletts, unten mit den vorgenommenen Ergänzungen. Nach* THEWISSEN *et al. (1994), verändert.*

bringen und diese „säugen"[1], erfüllen sie die Kriterien für eine systematische Einordnung in die Klasse der Säugetiere.

Über die postulierte stammesgeschichtliche Entwicklung der Wale gibt es bisher kaum mehr als Spekulationen. Die Vorfahren der Wale sucht man konsequenterweise unter den landlebenden Säugetieren bzw. deren Vorfahren. Eine bedeutende Rolle für die Herkunft der Wale spielt die ausgestorbene Gruppe der Archaeoceti (Urwale), deren Fossilien in Schichten des Eozän bis Miozän gefunden wurden (KUHN-SCHNYDER 1984). Zu dieser Gruppe zählt man Formen, die vollständig ans Wasserleben angepaßt waren, sowie einige Gattungen, deren Anatomie auf eine amphibische Lebensweise schließen läßt (THENIUS 1987).

Zahnwale (Odontoceti) sind ebenfalls schon aus Schichten des Eozän bekannt, Bartenwale (Mysticeti) dagegen erst ab dem Oligozän. Die Zahnwale tauchen also in der fossilen Überlieferung zuerst auf. Ihre Vorfahren betrachtet man als Stammgruppe der Bartenwale. Eine lückenlose Reihe fossiler Übergangsformen zwischen landlebenden Säugetieren und Zahnwalen einerseits, sowie zwischen Zahnwalen und Bartenwalen andererseits gibt es jedoch bisher nicht. Neuere Funde (Vertreter der Archaeoceti) scheinen die Fossillücken teilweise zu schließen; wir wenden uns ihnen im folgenden zu.

Neue Fossilfunde

Zunächst befassen wir uns mit der Gattung *Pakicetus* aus dem Eozän. *Pakicetus* gilt als ältester fossiler Wal (THEWISSEN et al. 1994). Nach THENIUS (1987) handelt es sich dabei um einen amphibisch lebenden Süßwasserbewohner aus einem See Südasiens. Von *Pakicetus* sind nur wenige Reste erhalten. Aufgrund von Merkmalen des Gehirnschädels wird er den Archaeoceti zugeordnet. Seine Zähne sind – anders als bei den rezenten Walen und in Übereinstimmung mit landlebenden Säugetieren – in Schneide, Eck- und Backenzähne differenziert.

Auf die mutmaßliche amphibische Lebensweise von *Pakicetus* weisen Fossilien hin, die in unmittelbarer Nähe gefunden wurden: Landsäugetiere, Schnecken, Schildkröten, Krokodile und Fische. Der Bau seiner Gehörknöchelchen liefert ein weiteres Indiz dafür: Ihre Form und ihre Proportionen lassen den Schluß zu, daß *Pakicetus* ähnlich wie die rezenten Hundsrobben und Walrosse sowohl an Land als auch im Wasser hören konnte. Aufgrund des Baus der Ohrkapsel war eine Orientierung durch Ultraschall (wie bei rezenten Zahnwalen) allerdings nicht möglich (REHFELD 1995).

Aus derselben geologischen Formation wie *Pakicetus* – allerdings aus einer 120m höher abgelagerten Schicht – stammt *Ambulocetus*, ein weiterer Vertreter der Archaeoceti. Blattabdrücke einerseits und Gehäuse von Meeresmollusken in seiner unmittelbaren Nähe andererseits geben auch hier einen Hinweis auf amphibische Lebensweise. Von *Ambulocetus* sind Teile des Schädels,

Stud. Int. J. 3 (1996), 26 – 29

des Achsenskeletts, sowie der Vorder- und Hintergliedmaßen erhalten. Danach hatte auch diese Art ein heterodontes Gebiß. Große und kräftige Vorder- und Hinterextremitäten lassen eine Fortbewegung an Land, die vielleicht derjenigen der rezenten Walrosse entspricht, vermuten. Über die Fortbewegung im Wasser läßt sich nur spekulieren, da die für eine entsprechende Interpretation entscheidenden Teile des Skeletts nicht erhalten sind. So fehlt vom Becken jede Spur, und von der Wirbelsäule sind nur je ein Wirbel des Bauch- und ein Wirbel des Schwanzbereichs erhalten (Abb. 1).

THEWISSEN et al. (1994) nehmen an, daß *Ambulocetus* mit ausgestreckten Hinterbeinen (ähnlich rezenten Ottern) und durch Auf- und Abwärtsbewegung des Schwanzes schwimmen konnte. Wahrscheinlich hatte *Ambulocetus* keine Fluke (horizontale Schwanzflosse); fossile Hinweise darauf fehlen jedenfalls. BERTA (1994) betont dagegen, daß noch nicht einmal der Beweis für eine Verbindung zwischen Achsenskelett und Hinterextremitäten bei *Ambulocetus* erbracht ist. Eine Aussage über die Fortbewegungsweise ist damit praktisch unmöglich. BERTA stellt weiterhin die Zugehörigkeit der Gattung *Ambulocetus* zu den Walartigen in Frage und weist darauf hin, daß eine solche Zuordnung abhängig ist von den Kriterien, nach denen man einen „Wal" definiert. Die für eine Abgrenzung von den Mesonychiden (die nach gängiger Auffassung als landlebende Stammgruppe der Wale favorisiert werden) entscheidenden Schädel- und Gebißmerkmale sind bei *Ambulocetus* nicht erhalten. So muß die Frage offen bleiben, ob *Ambulocetus* tatsächlich ein Wal oder – evolutionstheoretisch gedeutet – ein Vorfahr der Wale war. Möglicherweise gehörte er auch zu einer (ausgestorbenen) amphibisch lebenden Gruppe von Landsäugetieren.

Aus eozänen Ablagerungen in Pakistan wurde die Gattung *Rodhocetus* beschrieben (GINGERICH et al. 1994). Von dem ca. 2 m langen Fossil sind Schädel, Wirbelsäule und Rippen großenteils, sowie Becken und Oberschenkel erhalten. Schultergürtel und Vorderextremitäten fehlen. Aufgrund des Vorkommens planktonischer Foraminiferen und Nanofossilien wird die Fundschicht als Tiefseesediment interpretiert. Große Spinalfortsätze an den Rumpfwirbeln, die als Ansatzstellen für Kopf- und Vorderbeinmuskulatur betrachtet werden, legen allerdings die Vermutung nahe, daß sich *Rodhocetus* zumindest zeitweise an Land fortbewegt hat. Dafür spricht auch die feste Verbindung zwischen Becken und Wirbelsäule. Das Fehlen von Schultergürtel und Vorderextremitäten läßt aber keine endgültige Aussage über die Fortbewegungsweise zu.

Rodhocetus ist eine Mosaikform mit Merkmalen, die typisch sind für Landsäugetiere (z.B. kräftig ausgebildete Spinalfortsätze an den Rumpfwirbeln) und waltypischen Merkmalen (z.B. unverschmolzene Sakralwirbel, die die Vertikalbewegung des Schwanzes ermöglichten). Dieses Merkmalsmosaik ermöglichte es *Rodhocetus* mit hoher Wahrscheinlichkeit, sich sowohl schwimmend als auch an Land fortzubewegen (siehe auch Kasten).

Die Fossilisation in einem Tiefseesediment zwingt nicht zu der Annahme, daß sich *Rodhocetus* zu Lebzeiten ausschließlich weitab vom Ufer aufgehalten hat. Es ist auch denkbar, daß er die im Eozän weit verbreiteten Flachmeere besiedelt hat und erst kurz vor oder nach seinem Tod mit einer Meeresströmung an den Ort seiner Ablagerung verfrachtet wurde.

Der schon länger bekannte *Basilosaurus*[2] ist ein weiterer Vertreter der eozänen Archaeoceti. Bei ihm ist der Rumpf durch Streckung und Verlängerung der Lendenwirbel sehr stark verlängert (THENIUS 1979). Die Hinterextremitäten sind nach

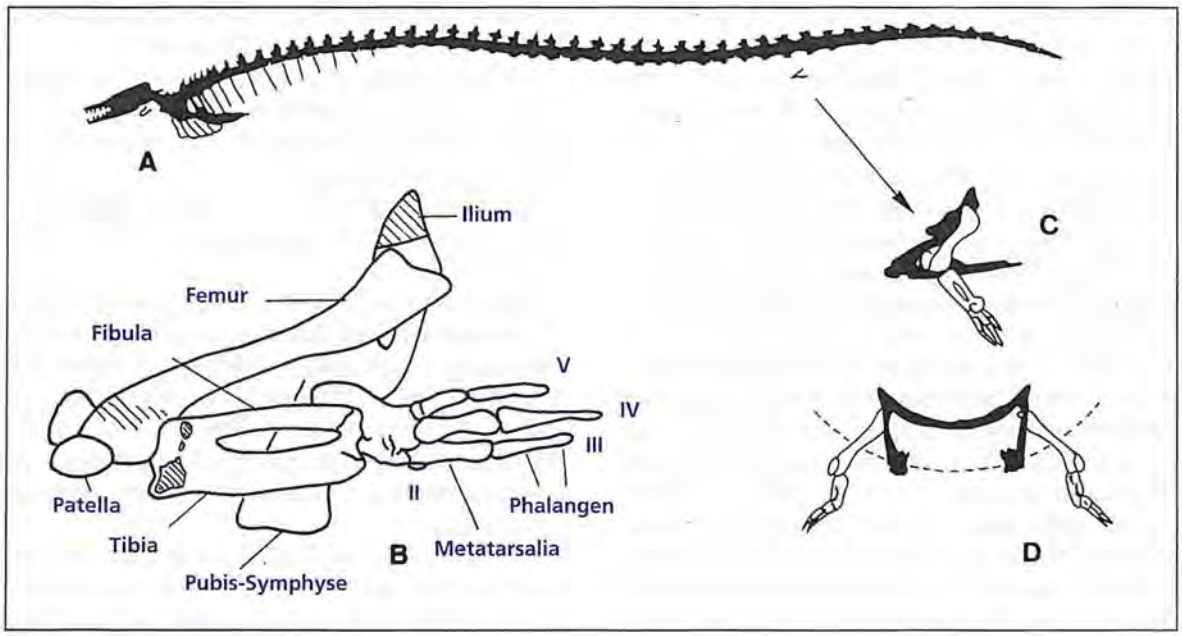


Abb. 2:
Basilosaurus.
A: Schema des kompletten Skeletts; B: Anatomie der linken Hinterextremität; C, D: vermutliche Funktionsweise und Lage innerhalb des Körpers (dessen Umrisse gestrichelt). Nach GINGERICH et al. (1990), verändert.

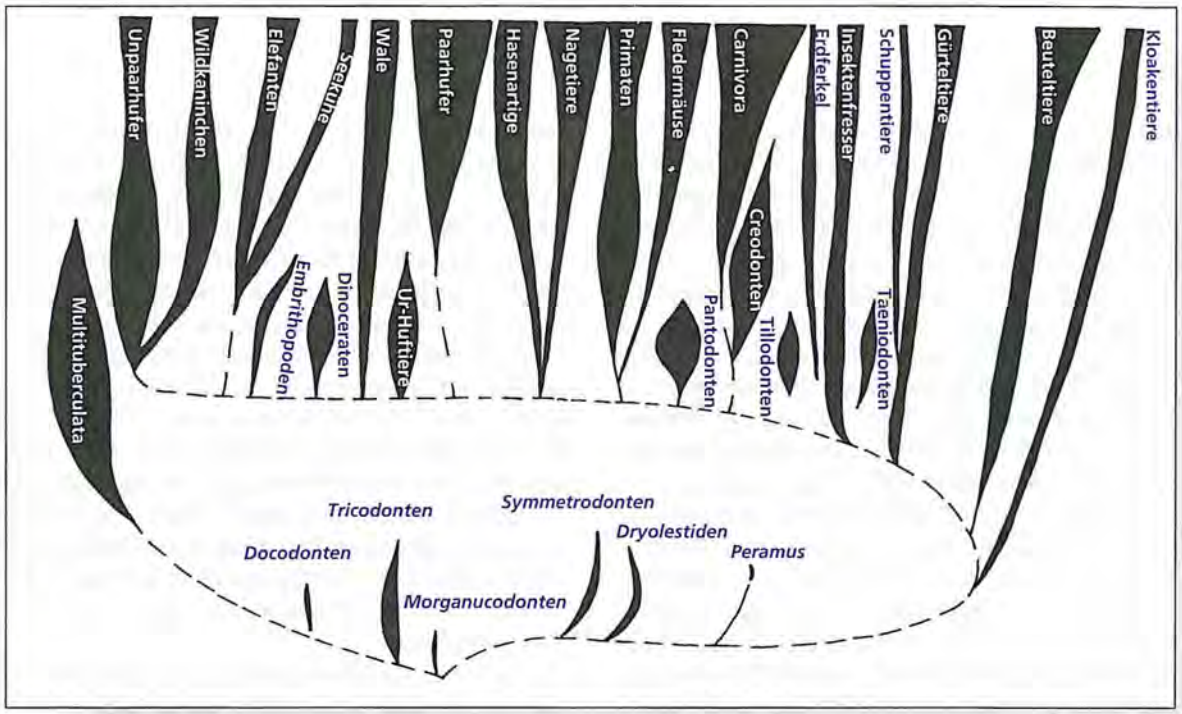


Abb. 3: Adaptive Radiation der Säugetiere im Känozoikum. Jeder senkrechte Balken entspricht einer Ordnung. Nach STANLEY (1994), verändert.

neueren Funden aus Ägypten (GINGERICH et al. 1990) zwar stark reduziert, aber nicht funktionslos. Da sämtliche Knochenelemente der Hinterextremitäten noch vorhanden sind (Abb. 2), ist anzunehmen, daß sie auch einen Zweck zu erfüllen hatten. Denkbar ist z.B., daß die reduzierten Hinterextremitäten von *Basilosaurus* zum Greifen und Umklammern bei der Kopulation dieser schlangenartig langen Tiere nötig waren.

Evolutionäre Zusammenhänge?

Die Archaeoceti sind insgesamt eine sehr heterogene Gruppe. In ihr vereinigt sind Arten, die mit hoher Wahrscheinlichkeit eine amphibische Lebensweise führten (z.B. *Ambulocetus*) und Arten, die das Wasser zeitlebens wohl nicht verlassen konnten (z.B. *Basilosaurus*). Eine Evolutionsreihe von landlebenden Säugetieren über *Ambulocetus* und *Basilosaurus* zu den modernen Zahnwalen ist jedoch Spekulation und schon deshalb unglaubwürdig, weil sowohl *Ambulocetus* als auch *Basilosaurus* bereits im Eozän vorkamen. Nimmt man diesen Evolutionsweg der Wale an, dann bedeutet das, daß sich in dem kurzen Zeitraum, den das Paläozän und das Eozän umspannen, sowohl die Cetacea (Wale) als auch die Artiodactyla (Paarhufer) aus den Mesonychidae (eine Familie der „Urhuftiere" Condylarthra) entwickelt haben müssen.

Das Problem einer sehr kurzen Zeitspanne für eine sehr umfangreiche adaptive Radiation (Entstehung vieler unterschiedlich angepaßter Arten aus einer Stammform) existiert allerdings nicht nur für die Wale allein, sondern betrifft sämtliche Säugetierordnungen. STANLEY (1994) schreibt hierzu: „Man beachte, daß die meisten känozoischen Ordnungen schon zu Beginn des Eozäns entwickelt waren, nur 10 Millionen Jahre nachdem die Dinosaurier ausgestorben waren". Die Fossilfunde aus dem frühen Känozoikum (Paläozän und Eozän) belegen also eine geradezu explosionsartige Radiation (Abb. 3).

Zurück zu den Archaeoceti: Die meisten Urwal-Funde stammen aus Randbereichen des Tethysmeeres (Nord-Afrika, Vorderindien, Nord-Amerika). Sie waren größtenteils Flachmeerbewohner. Darauf weist ihre Anatomie (die auf amphibische Lebensweise schließen läßt) und der Fossilinhalt der Sedimente, in denen sie gefunden wurden, hin. Größere Flachmeergebiete gibt es heute kaum noch. Es ist daher denkbar, daß die Archaeoceti deshalb ausgestorben sind, weil ihr Lebensraum verschwunden ist.

Nach evolutionstheoretischen Vorstellungen haben sich die Archaeoceti schrittweise besser an das Wasserleben angepaßt und gleichzeitig ihren Lebensraum in das freie Meer verlegt. Später entstanden dann aus den Zahnwalen die Bartenwale. Geht man von diesem Szenario aus, so ergeben sich nach dem momentanen Stand der Forschung allerdings einige Probleme:

- Schon im Eozän, d.h. zu der Zeit, als die ersten Archaeoceti in der Fossilüberlieferung auftauchen, gibt es bereits vollkommen an ein Leben im Wasser angepaßte Gattungen.
- Die ältesten echten Zahnwale (Odontoceti) stammen wahrscheinlich ebenfalls aus dem Eozän (THENIUS 1979).
- Die Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Archaeoceti konnten bisher nicht geklärt werden. Offensichtlich sind einige Archaeoceti näher mit den Bartenwalen (Mysticeti) verwandt als mit anderen Archaeoceti (BERTA 1994). Wir haben es mit Mosaikformen zu tun, die nicht problemlos als Übergangsformen gedeutet werden können (vgl. Kasten).
- Die Ableitung der Walartigen von Landsäugetier-Vorfahren wird durch die Tatsache erschwert, daß die Wale eine Reihe reptilienartiger Merk-

Mosaikmerkmale bei den Walartigen

Mosaikmerkmale, d.h. die Ausprägung von Merkmalen bei einer Tierart oder -gruppe für die sie eigentlich nicht typisch sind (z.B. legt das Schnabeltier Eier, obwohl es ein Säugetier ist), sind im Tierreich weit verbreitet. So gibt es auch in der Gruppe der Wale selbst zahlreiche Mosaikmerkmale:

- Wale haben einen mehrkammerigen Magen (ähnlich dem mancher Pflanzenfresser), sind aber carnivor (Fleischfresser).
- Pottwale haben einen sehr langen Darm (bis 160 m) obwohl sie Fleischfresser sind.
- Große Bartenwale haben ein Herz mit zwei Spitzen wie die Rüsseltiere.
- Der fossile Zahnwal *Squalodon* hatte mehrspitzige Backenzähne, die denen eines Haies ähneln.
- Die Chromatophoren der Wale entsprechen nicht denen der Säugetiere, sondern denen der Fische und Amphibien, ihre Hautschuppen dagegen denen der Reptilien (Behrmann 1994).
- Nach Thenius (1979) zeigen die Flußdelphine, die als die primitivsten rezenten Zahnwale gelten, sowohl zahlreiche primitive Merkmale (Großhirn mit einfacher Furchung, mächtige Riechkolben, freie Halswirbel, kräftig entwickeltes Brustbein, kurze und breite Vorderflossen, Fehlen einer echten Rückenflosse, einfaches Luftsacksystem) als auch hochspezialisierte (z.B. Maxillarkämme, Gebiß, Augen stark rückgebildet, überdimensionierter Sonarapparat, Becken bei *Platanista* völlig reduziert).

male aufweisen, was schon Lamarck (1744-1829) aufgefallen ist. Ihre Vorfahren wurden daher von manchen Wissenschaftlern trotz eindeutiger Säugetiermerkmale unter den wasserlebenden Thalattosauriern gesucht – nicht nur aus diesem Grund wird vielfach von einem polyphyletischen Ursprung der Säugetiere ausgegangen (Behrmann 1994).

- Molekularbiologische Daten (Analyse mitochondrialer Erbsubstanz) sprechen für eine engere Verwandtschaft der Pottwale mit den Bartenwalen als mit den übrigen Zahnwalen. Da sich Pottwale wie andere Zahnwale mit Ultraschall orientieren können, wirft das die Frage auf, ob die Bartenwale diese Fähigkeit sekundär verloren haben oder ob sie im Laufe der Evolution zweimal „erfunden" wurde (Berta 1994). Beide Möglichkeiten sind problematisch: Einerseits ist es unglaubhaft, daß ein nützlicher Orientierungssinn (Ultraschallortung) in einem im wesentlichen unveränderten Lebensraum aufgegeben wird. Andererseits widerspricht auch die mehrmalige unabhängige Entstehung gleichartiger komplexer Merkmale evolutionstheoretischen Erwartungen.[3]
- In der Anatomie des Nasenraums ähnelt der Pottwal mehr den Bartenwalen als den Zahnwalen (Milinkovitch 1995).
- Nach serologischen Untersuchungen (Verträglichkeit der Bluteiweiße) stehen Zahn- und Bartenwale den Pflanzenfressern näher, die Pottwale dagegen den Fleischfressern (Behrmann 1994). Damit werden der Mosaikcharakter der Merkmalsverteilung der Walartigen weiter unterstrichen und Stammbaumrekonstruktionen erschwert.

Trotz einer mittlerweile recht unfangreichen Zahl von Funden fossiler Wale ist die Feststellung von A. S. Romer (1983) weiterhin aktuell: „Die Abstammung der rezenten Wale ist noch nicht geklärt."

Anmerkungen

[1] Das Säugen geschieht bei den Walen anders als sonst bei den Säugetieren. Hier wird die Milch nicht vom Jungtier durch Saugen aufgenommen, sondern vom Muttertier durch Muskelkontraktion in das Maul des Jungen gedrückt. Auf diese Art und Weise wird die Aufnahme von Salzwasser während des „Säugens" vermieden.

[2] Der Name *Basilosaurus* rührt daher, daß man diese Gattung zunächst den Sauriern zugeordnet hatte.

[3] Es ist schon schwierig, die *einmalige* evolutive Entstehung eines komplexen Merkmals durch die bekannten Evolutionsmechanismen plausibel zu machen; der Erklärungsbedarf wird noch erheblich größer, wenn eine Fähigkeit wie Ultraschallortung zweimal unabhängig entstanden sein soll.

Literatur

Behrmann G (1994) Evolution der Wale. Alfred-Wegener-Institut für Polar- und Meeresforschung, Bremerhaven.

Berta A (1994) What is a Whale? Science *263*, 180-181.

Gingerich PD, Smith BH & Simons EL (1990) Hind limbs of Eocene *Basilosaurus*. Evidence of feet in whales. Science *249*, 154.

Gingerich PD, Raza SM, Arif M, Anwar N & Zhou X (1994) New whale from the eocene of Pakistan and the origin of cetacean swimming. Nature *368*, 844.847.

Kuhn-Schnyder E & Rieber H (1984) Paläozoologie. Stuttgart, New York.

Milinkovitch MC (1995) Molecular phylogeny of cetaceans prompts revision of morphological transformations. Tr. Ecol. Evol. *10*, 328-334.

Ray J (1693) Synopsis Methodica Animalium Quadrupedum et Serpentini Generis, 8. London.

Rehfeld K (1995) Neue Erkenntnis über die Evolution der Wale. Naturw. Rdsch. *48*, 192-193.

Romer AS (1983) Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. S.A. Hamburg, Berlin.

Stanley SM (1994) Historische Geologie. Heidelberg, Berlin, Oxford.

Thenius E (1988) Stammesgeschichte der Wale. In: Grzimek B (Hg) Grzimeks Enzyklopädie – Säugetiere. Band 4. München.

Thenius E (1979) Die Evolution der Säugetiere. Stuttgart, New York.

Thewissen JGM, Hussain ST & Arif M (1994) Fossil Evidence of the Origin of Aquatic Locomotion in Archaeocete Whales. Science *263*, 210-212.

Die Erde wird 6000 Jahre alt

Wird über die Entwicklung der Vorstellungen zum Erdalter berichtet, so darf eine Zahl nicht fehlen: das Schöpfungsdatum 4004 v. Chr., von Bischof USSHER scheinbar ausschließlich nach den chronologischen Angaben der Bibel errechnet. Manchmal wird das Schöpfungsereignis noch präziser gefaßt: am Sonntag den 23. Oktober um 9 Uhr morgens – eine Angabe, die ebenfalls auf USSHER zurückgehen soll. Folgt man dieser Chronologie, so erreicht die Erde im Jahr 1996 das runde Alter von 6000 Jahren (das Jahr Null gibt es übrigens nicht). Eine Zahl von einiger Brisanz, denn nach dem biblischen „tausend Jahre wie ein Tag" könnte die mögliche Analogie mit den 6 Schöpfungstagen im Laufe des Jahres 1996 einige Endzeitpropheten auf den Plan rufen. Anlaß genug also, das Zustandekommen dieses Datums näher zu beleuchten.

James USSHER (1581-1656) war anglikanischer Erzbischof von Armagh in Irland und auch Vizekanzler (Vice-Chancellor) des Trinity College in Dublin. In seinem berühmten Werk mit dem für die damalige Zeit typischen ausladenden Titel: „Annales veteris testamenti, a prima mundi origine deducti, una cum rerum Asiaticarum et Aegyptiacarum chronico, a temporis historici principio usque ad Maccabaicorum initia producto" von 1650 nennt er tatsächlich den 23. Oktober. Allerdings begann das Schöpfungshandeln Gottes nach seinen Überlegungen am Vorabend des 23. Oktober, also am Samstagabend den 22. Oktober, im Jahre 710 des Julianischen Kalenders.

Das Julianische Datum wurde 1583 von dem französischen Gelehrten Joseph Justus SCALIGER eingeführt. Der Nullpunkt dieser durchgängigen Tageszählung liegt so weit in der Vergangenheit, daß jede historische Epoche darin eingeschlossen werden kann. Dadurch bildet es ein Bezugssystem, das die Konvertierung der astronomischen Kalender aus den verschiedensten Kulturen erlaubt. Die Tagesfolge bildet einen großen Zyklus von 7980 Jahren, Julianische Periode genannt. Diese Zahl erhielt SCALIGER aus der Multiplikation des Sonnenzirkels (28 Jahre) mit dem Mondzyklus (19 Jahre) und dem 15-jährigen Zyklus der römischen Steuerschätzung. USSHER übernahm dieses Bezugssystem, dessen Zählung am 1. Januar 4713 vor Christus beginnt, dem Jahr, in dem die drei Zyklen gleichzeitig starten (weitere Einzelheiten siehe MOYER 1981).

Die christliche Ära beginnt dann nach USSHERS Überlegungen im Jahr 4714 des Julianischen Kalenders. Nach weiteren chronologischen Berechnungen leitet er für die Schöpfung der Welt das Jahr 4004 v. Chr. ab, was dem Jahr 710 des Julianischen Kalenders entspricht. In USSHERS Werk „Annales ..." sind Jahreszahlen nach beiden Zählweisen neben Versen aus der Bibel aufgeführt; unmittelbar neben dem ersten Vers der Bibel stehen also die Zahlen 4004 (v. Chr.) und 710 (nach dem Julianischen Kalender).

Hier liegt ein Problem, denn nach dem biblischen Bericht wurden Sonne und Mond erst am vierten Tag geschaffen. Eine perfekte Schöpfung sollte sich durch den synchronen Beginn von Sonnenzirkel und Mondzyklus auszeichnen, eine Bedingung, die offenkundig nicht erfüllt ist. Vermutlich war sich USSHER seiner Sache nicht sicher und wollte die Diskussion über diese Thematik offenhalten. Eine Stütze seiner Berechnungen mag darin bestanden haben, daß die Zahl 4004 durch 28, den Sonnenzirkel, teilbar ist. Damals hatte die Zahlenmystik auch in der Astronomie noch eine große Bedeutung, sie konnte durchaus darüber entscheiden, wie die Heilige Schrift zu deuten ist.

USSHER hatte die Wahl unter mehreren Chronologien verschiedener Bibeltexte. Er nennt für die Zeit zwischen Schöpfung und Sintflut die Zahlen aus vier Texten: nach dem hebräischen Text 1656 Jahre, nach dem Samaritanischen Pentateuch 1307 Jahre, nach der Septuaginta von EUSEBIUS 2242 Jahre und schließlich nach einem äthiopischen Text 2262 Jahre. Den hebräischen Text hielt USSHER für den zuverlässigsten, und er bildet die Grundlage für die genannte Chronologie und das Schöpfungsdatum. Die Jahresangabe 4004 v. Chr. wurde 1701 in einer englischen Bibelausgabe als Randnotiz eingefügt und erschien schon wenig später in anderen Übersetzungen. Von da an wurde sie bis in die erste Hälfte unseres Jahrhunderts in weiteren Bibelausgaben abgedruckt.

Geht aber auch die Uhrzeit der Schöpfung auf USSHER zurück? Offensichtlich nicht. Schon vor USSHER hat sich sein Zeitgenosse John LIGHTFOOT (1602-1675) aus Cambridge in mehreren Schriften zum Schöpfungsdatum geäußert. LIGHTFOOT war Schriftgelehrter am Christ's College in Cambridge und später auch Vice-Chancellor. In der kurzen Arbeit „Observations on Genesis" (1642) setzt er die Erschaffung des Menschen (nicht den Beginn der Schöpfung) auf 9 Uhr morgens zur Tagundnachtgleiche im September fest. LIGHTFOOT verwendete nur einen Bibeltext, das Schöpfungsjahr ist bei ihm 3928 v. Chr. LIGHTFOOT und USSHER waren jedoch nicht die einzigen Gelehrten, die derartige Berechnungen anstellten. In einer Arbeit von Alphonse DES VIGNOLLES aus dem Jahr 1738 werden über 200 solcher Versuche genannt.

In vielen Büchern oder Fachartikeln gilt noch heute James USSHER als der eigentliche Urheber des genauen Datums und sogar der Uhrzeit der Schöpfung. Dabei werden jedoch fälschlicherweise verschiedene Quellen vermischt. Wie es dazu

Stud. Int. J. 3 (1995), 30 – 31

kommen konnte, ist in den meisten Fällen nicht nachvollziehbar, da gerade für diese Angaben in der Regel keine Belege zitiert werden. Auch wird in vielen Arbeiten der Eindruck erweckt, die Jahreszahl sei nur durch Berechnungen anhand der biblischen Patriarchenfolge entstanden. Als nur ein Beispiel unter vielen sei ALBRITTON (1980, S. 17) erwähnt, der in der Einleitung seines Buches vermerkt, daß im 17. Jahrhundert Altersrechnungen auf der Basis biblischer Chronologien überhand genommen hätten – und nennt als bekanntesten Vertreter USSHER! Solche Aussagen sind unvollständig. USSHER ging es um die Übereinstimmung von biblischer Chronologie und astronomischen Beobachtungen, wobei er sich der Einschränkungen des biblischen Berichtes angesichts mehrerer Überlieferungen durchaus bewußt war. Wenn er über zwei Jahrhunderte hinweg bis heute für eine dogmatische Sicht des Schöpfungsdatums verantwortlich gemacht wird (oft nur mit dem Zweck, dieses Thema ins Lächerliche zu ziehen), so geht dies an der Intention USSHERS, seinen redlichen Bemühungen um die Wahrheitsfindung und schließlich auch ein Stück weit an der tatsächlichen Entstehungsgeschichte dieser Rechnungen vorbei.

Thomas Fritzsche

Literatur

ALBRITTON CC (1980) The abyss of time. Freeman, Cooper & Company, San Francisco.

BRICE WR (1982) Bishop Ussher, John Lightfoot and the age of creation. J. Geol. Education *30*, 18-24.

MOYER G (1981) The origin of the Julian day system. Sky and Telescope *62*, 311-313.

REESE RL, EVERETT SM & CRAUN ED (1981) The chronology of Archbishop James Usher. Sky and Telescope *62*, 404-405.

Die Entstehung einer Erzlagerstätte direkt beobachtet

Die Lagerstättenkunde hat durch die Plattentektonik wichtige Impulse erhalten. Besonders die Abkühlung neu gebildeter ozeanischer Kruste entlang des weltumspannenden Mittelozeanischen Gebirgssystems ist ein erster Schritt zur Entstehung von Erzlagerstätten. Hydrothermale Aktivität und das Ausströmen fein verteilter Metallsulfide („black smoker") am Mittelatlantischen Rücken im Bereich der Trans-Atlantic Geotraverse (TAG) wurden erstmals 1985 entdeckt. Die Lösungs- und Ausfällungsprozesse in der durchlässigen ozeanischen Kruste, die vom Kontakt des kalten Meerwassers mit dem heißen Gestein aus dem Erdinnern herrühren, verändern nicht nur die Zusammensetzung der Kruste selbst, sie haben auch erheblichen Einfluß auf den Gehalt an Spurenelementen im Meerwasser. Die Sulfidabscheidungen auf dem Meeresgrund werden als rezente Entsprechungen zu den massiven Sulfiderzen angesehen, wie man sie in den Ophiolith-Komplexen, z.B. auf Zypern, findet.

Um die Austauschprozesse bei der hydrothermalen Zirkulation und die Erzanreicherung besser zu verstehen, wurden in einer im TAG-Feld gelegenen Erhebung in rund 3650 m Wassertiefe 17 Bohrungen niedergebracht, die den dreidimensionalen Bau solch eines aktiven Systems erhellen sollten. Die Erhebung ist etwa 50 m hoch und mißt 200 m im Durchmesser. Es sind zwei Terrassen zu erkennen, die sich vermutlich in Phasen verstärkter hydrothermaler Aktivität entwickelten. Auf der höhergelegenen Terrasse sind Schwarze Raucher verteilt, aus denen eine bis zu 363°C heiße Flüssigkeit strömt. Rund 70 m davon entfernt ist eine Ansammlung sog. Weißer Raucher. Die mit 260-300°C ausströmende Flüssigkeit enthält fein verteiltes Zinksulfid, das für die weiße Färbung verantwortlich ist.

Aus den Bohrungen, von denen eine bis 125 m unter den Meeresboden reichte, ergibt sich ein ungefähres Bild vom Aufbau des aktiven Hügels: Oben liegt eine 10-20 m mächtige Schicht, die hauptsächlich aus Pyrit, einem Eisensulfid, besteht. Darunter folgen bis in 45 m Tiefe Pyrit-Anhydrit ($CaSO_4$)-Brekzien, zu denen ab 30 m Tiefe eine silikatische Komponente kommt. Der Anhydrit tritt auch als Gangfüllung auf, die Gänge können bis zu 45 cm dick sein. Darunter liegt eine Schicht mit Pyrit-Silikat-Brekzien; ein Teil der bis 5 cm dicken Fragmente waren ursprünglich neu gebildeter Ozeankrusten-Basalt, der später silifiziert wurde. Ab etwa 100 m Tiefe folgen chloritisierte Basaltbrekzien, die von Quarz und Pyrit zementiert wurden.

Die Abfolge von Brekzien, aber auch die großen Mengen an Sulfiden, sind nicht mit einem kontinuierlichen Wachstum dieser Struktur erklärbar. Offenbar führen episodische Vorgänge in der Ozeankruste zur Zertrümmerung und Aufarbeitung der Ablagerungen. Dem seitlich eindringenden Meerwasser öffnen sich dabei neue Wege, das Wasser wird erhitzt, die heißen Lösungen überprägen die Brekzien. Derartige Ereignisse sind offenkundig wiederholt aufgetreten. Davon betroffen waren auch die Erzabscheidungen auf dem Meeresgrund. Die Sulfid-Röhren oder „Auslaßventile" für die heißen Lösungen sind vermutlich des öfteren zusammengefallen und wurden bei den hydrothermalen Prozessen aufgearbeitet. Mit der Zeit hat sich eine beachtliche Menge Erz angesammelt.

Auch die großen Mengen an Anhydrit und deren Rolle bei den chemischen Umsetzungen waren vor-

her nicht erwartet worden. Aus älterer ozeanischer Kruste wird Anhydrit bei der weiteren Verwitterung nämlich wieder herausgelöst, in den entsprechenden Erzlagerstätten auf dem Festland fehlt dieses Mineral. Noch eine vorsichtige Schätzung zum Erzvorrat, hier interessiert vor allem das Kupfer: Zusammengerechnet haben sich an diesem kleinen Ausschnitt des Mittelatlantischen Rückens rund 4 Millionen Tonnen Sulfide angereichert. Bei einem Kupfergehalt von 1-2 Gewichtsprozent beträgt die Kupfermenge des aktiven Hügels 30.000-60.000 Tonnen, ein Metallgehalt also, der bekannten Lagerstätten gleichkommt.

Thomas Fritzsche

Literatur

Fritzsche T (1995) Das neue Bild von der Ozeankruste. Stud. Int. J. *2*, 51-57.

Humphris SE, Herzig PMet al. (1995) The internal structure of an active sea-floor massive sulphide deposit. Nature *377*, 713-716.

Koski RA (1995) The making of metal deposits. Nature *377*, 679-680.

Tivek MK; Humphris SE et al. (1995) Active hydrothermal system drilled at the Mid-Atlantic Ridge. EOS Trans. Amer. Geophys. Union *76*, 361.

Diskussion um wiederbelebte Bakteriensporen aus dem Oligozän

Die Veröffentlichung von Cano und Borucki (vgl. Binder 1995) über die Isolierung von Bakterien aus einer in dominikanischem Bernstein erhaltenen Biene ist Gegenstand von intensiver Diskussion. Diese soll hier kurz referiert werden. Postgate & Priest würdigen die sorgfältige experimentelle Arbeit von Cano & Borucki, mit der sie Infektionen durch rezente Bakterien zu verhindern suchten. In Frage stellen sie jedoch die Schlußfolgerung, daß die isolierte Bakterienkultur so alt wie die Biene sei. Sie halten es für sehr viel wahrscheinlicher, daß sich im Körper der Biene Generationen von Bakterien von zerfallendem Gewebe der Biene, sowie von abgestorbenen Bakterien ernährten und so ein „Mikrokosmos" in der Biene entstand. In solchen geschlossenen Systemen sterben die Bakterienkulturen jedoch mit zunehmender Dauer ab. Auch verursachen Dehydratisierung und steigende Toxizität ein beschleunigtes Absterben. Für die zur Diskussion stehenden *Bacillus sphaericus* als obligate Aerobier (Sauerstoff ist für deren Existenz unerläßlich) bedeutet dies – in Bernstein konserviert und damit von Sauerstoff abgeschlossen – eine kurze Reproduktionsphase. Wenn das System nicht vollständig geschlossen ist und Stoffaustausch (v.a. von Sauerstoff und Wasserdampf) in gewissem Umfang möglich ist, halten es Postgate & Priest unter weiteren sehr optimistischen Annahmen für denkbar, daß eine Bakterienkultur 100.000 Jahre überleben kann. Erst wenn im Bernstein neben der Biene weiteres organisches Material als für die Bakterien verwertbarer Nährstoff eingeschlossen wurde, scheint es den Kritikern denkbar, daß eine Bakterienkultur den zur Diskussion stehenden Zeitraum (Oligozän: 25-40 Millionen Jahre) überleben kann. Abschließend betonen sie, daß aufgrund der von Cano & Borucki veröffentlichten Befunde über die Lebensdauer von Bakterienkulturen die gegenwärtige Kenntnis über Stabilität von DNA, über die Widerstandsfähigkeit von Sporen gegenüber Strahlenschäden, sowie über die Evolution der Bakterien einer radikalen Revision unterzogen werden müßten. Sie urteilen aber, daß die Zeit für derart weitreichende Schlußfolgerungen noch nicht reif sei und fordern genauere Aufklärung über die physikalisch-chemischen Bedingungen in diesem Mikrokosmos.

In weiteren Diskussionsbeiträgen kritisieren sowohl F.G. Priest als auch A.T. Beckenbach die von Cano & Borucki angestellten Sequenzvergleiche als direkten Hinweis darauf, daß es sich bei den isolierten Bakterien um alte handelt. So merkt Priest an, daß Bakterienstämme, die *Bacillus sphaericus* phänotypisch ähnlich sind, eine große Vielfalt aufweisen. Er hält es aufgrund der unzureichenden Kenntnis dieser Mannigfaltigkeit für unzulässig, durch Vergleich mit ausgewählten rRNA-Sequenzdaten einen „alten" Bakterienstamm zu begründen.

Die Diskussionsbeiträge, wie auch die Entgegnung von J. R. Cano belegen erneut die sorgfältige Arbeit von Cano & Borucki, und bezeugen damit die hohe Wahrscheinlichkeit, daß die Bakterien tatsächlich aus der in Bernstein konservierten Biene stammen. Die Auseinandersetzung zeigt jedoch ebenfalls sehr deutlich die begrenzte Aussagefähigkeit von Sequenzvergleichen. Man darf auf den weiteren Verlauf der Diskussion, sowie auf die Ergebnisse weiterer Untersuchungen gespannt sein.

Harald Binder

Literatur

Beckenbach AT (1995) Age of bacteria from amber. Science *270*, 2015-2016.

Binder H (1995) Wiederbelebung von Bakteriensporen aus Dominikanischem Bernstein? Stud. Int. J. *2*, 90-91.

Cano RJ (1995) Age of bacteria from amber. Science *270*, 2016-2017.

Postgate J & Priest FG (1995) Putative oligocene spores. Microbiol. *141*, 2763-2764.

Priest FG (1995) Age of bacteria from amber. Science *270*, 2015.

Fußknochen eines frühen Hominiden – Hinweis auf aufrechten Gang?

Einführung. Der Erwerb des aufrechten Ganges ist ein zentrales Thema in allen Diskussionen um die Evolution des Menschen. Nach gängiger Auffassung weisen die in vielen Merkmalen recht affenähnlichen Australopithecinen bereits wesentliche Anpassungen an eine zweibeinige Fortbewegung auf. Damit werden diese frühen Hominiden als wichtiges Bindeglied zwischen den vierfüßigen Großaffen aus dem Miozän und den voll terrestrisch-zweifüßigen echten Menschen in nahezu allen evolutionären Theorien angesehen.

Die Fortbewegung der Australopithecinen wurde lange Zeit von den meisten Anthropologen als menschlich oder nahezu menschlich beschrieben. Seit mehr als einem Jahrzehnt setzt sich aber zunehmend die Auffassung durch, daß *Australopithecus* auch Kletterfähigkeiten besaß. Außerdem werden von einer wachsenden Zahl von Anthropologen die Unterschiede im aufrechten Gang zwischen den Australopithecinen und dem Menschen hervorgehoben. Die Frage, ob Fortbewegungsaktivitäten auf Bäumen zum Lokomotionsrepertoire der Australopithecinen gehörten, wird aber immer noch kontrovers diskutiert. In dieser Situation hat der Bericht in *Science* über einen neuen frühhominiden Teilfuß (Stw 573) aus Südafrika durch die beiden Anthropologen Clarke & Tobias (1995) erwartungsgemäß starke Beachtung gefunden.

Tab. 1: Fußmerkmale von Stw 573, die auf einen Greiffuß und damit auf eine Fortbewegung in Bäumen hinweisen. Dazu gehören eine nach innen abgespreizte (beginnt im Kahnbein-Keilbein-Gelenk), mobile Großzehe und ein starker M. peroneus longus. Eine abgespreizte, mobile Großzehe ist eine wichtige Anpassung für das Greifen von Baumzweigen und ein starker M. peroneus longus spreizt die Großzehe bei Greifbewegungen.

1. Abgespreizte Großzehe

Kahnbeinmerkmale, die auf ein nach innen abgewinkeltes inneres und mittleres Keilbein hinweisen:

- ❑ deutlicher Winkel zwischen den Gelenkflächen für das laterale und intermediäre Keilbein
- ❑ konkav-konvexe Gelenkfläche für das mediale Keilbein
- ❑ laterale Rekurvation des Kahnbeines
- ❑ geringer Abstand zwischen der Gelenkfläche für das Sprungbein und das laterale Keilbein

Keilbeinmerkmale, die auf einen nach innen abgewinkelten ersten Mittelfußknochen weisen:

- ❑ Verdrehung des oberen Endteiles des medialen Keilbeines nach innen
- ❑ Übergreifen der distalen Gelenkfläche des medialen Keilbeines auf die Innenseite nach proximal
- ❑ In einer engverzahnten Position mit dem medialen Keilbein ist der erste Mittelfußknochen nach innen abgewinkelt.

2. Mobile Großzehe

- ❑ Deutliche Krümmung der distalen Gelenkfläche des medialen Keilbeines mit entsprechend konkaver Gelenkfläche an der Basis des ersten Mittelfußknochens

3. Kräftiger M. peroneus longus

- ❑ starke Impression für den M. peroneus longus auf dem ersten Mittelfußknochen

Fund. 1980 wurden vier linke Fußknochen in Sterkfontein Member 2, Südafrika, geborgen. Aber erst im vergangenen Jahr hat R.J. Clarke diese Knochen zusammengefügt und festgestellt, daß sie sehr gut zusammenpassen (Oliwenstein 1995). Das Alter der Fußknochen wird auf mindestens 3 Millionen Jahre datiert, wahrscheinlicher sind jedoch 3,5 Millionen Jahre. Damit sind die Fußknochen so alt oder sogar etwas älter als die frühesten hominiden Fußknochen aus Hadar, Äthiopien.

Stw 573, auch „Kleiner Fuß" genannt, besteht aus Sprungbein (Talus), Kahnbein (Os naviculare), medialem Keilbein (Os cuneiforme) und erstem Mittelfußknochen (Os metatarsale) und wurde von Clarke & Tobias (1995) *Australopithecus africanus* oder einem anderen frühen Hominiden zugeordnet. Es ist der älteste bekannte Strahl eines frühen Hominiden im Bereich der Fußwurzel und des Mittelfußes.

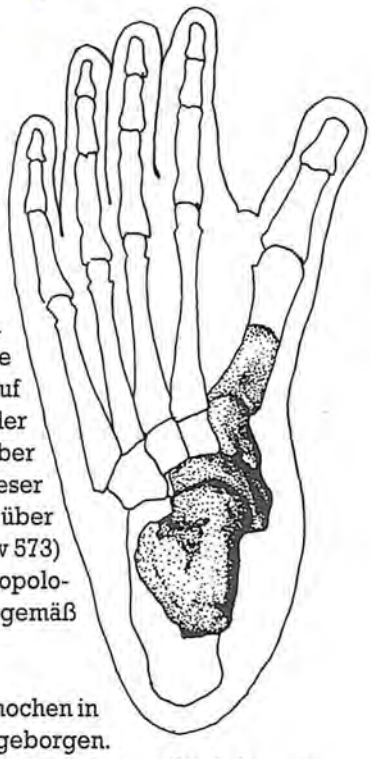


Abb. 1: Der rekonstruierte hominide Fuß Stw 573 aus Sterkfontein Member 2, Südafrika (nach Clarke & Tobias 1995). Die deutlich abgespreizte Großzehe weist auf einen Greiffuß hin. Sprungbein, Kahnbein, mediales Keilbein und erster Mittelfußknochen sind die vorhandenen Fußknochen. Die Länge des ersten und zweiten Metatarsale basiert auf zwei vollständigen homologen Knochen aus Sterkfontein Member 4 (Stw 562 und Stw 89). Die Phalangen sind nach dem Hadarfuß gestaltet.

Diagnostische Merkmale. Während das Sprungbein in nahezu allen Aspekten eher dem Menschen als den Großaffen ähnelt, besitzen das Keilbein und der Mittelfußknochen überwiegend menschenaffenähnliche Merkmale. Das Kahnbein weist dagegen ein Gemisch aus menschenähnlichen und großaffenähnlichen Merkmalen auf. Der Teilfuß aus Sterkfontein enthält den ersten tarsometatarsalen Strahl (Großzehe), und dieser gibt einen ganz wichtigen Hinweis zur Fortbewegung: Eine abduzierte (abgespreizte) Großzehe weist auf einen Greiffuß, während eine adduzierte (herangezogene) Großzehe auf fehlende Kletteraktivitäten in Bäumen schließen läßt. Clarke & Tobias (1995) haben nun klare Hinweise für eine deutlich ab-

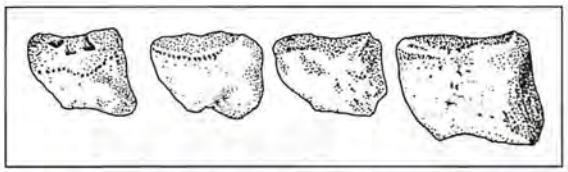


*Abb. 2: Das mediale Keilbein von Schimpanse, Stw 573, OH 8 (*Homo habilis*) und* Homo sapiens *in der Ansicht von innen (v.l.n.r.) (nach* Clarke & Tobias *1995). Die distale Gelenkfläche auf dem Keilbein greift beim Schimpansen und bei Stw 573 auf der Innenseite nach proximal über (gestrichelte Linie stellt die proximale Begrenzung dar). Dieses Merkmal widerspiegelt eine deutlich nach innen abgespreizte Großzehe und damit eine ausgeprägte Greiffähigkeit des Fußes.*

gespreizte Großzehe bei Stw 573 (Abb. 1) in der Morphologie – insbesondere im Gelenkbereich von Kahnbein, Keilbein (Abb. 2) und Mittelfußknochen – gefunden (Tab. 1). Folglich ist es wahrscheinlich, daß Kletteraktivitäten zum Fortbewegungsrepertoire von Stw 573 gehörten. Eine Adaptation an eine Bipedie ist ebenso denkbar, da dieser Fuß ein menschenähnliches Sprungbein und ein mediales longitudinales Fußgewölbe, das sich aus allen vier Fußknochen erschließt, besitzt.

Gesamtbeurteilung und phylogenetische Deutung.

Der „Kleine Fuß" aus Sterkfontein zeigt nach Clarke & Tobias (1995) eine Mischung aus hominiden Merkmalen, die mit einer Bipedie verbunden sind (Sprungbein), und ursprünglichen Merkmalen (Kahnbein, Keilbein und Mittelfußknochen), die mit einer abgespreizten, mobilen und opponierbaren Großzehe einhergehen. Insgesamt nehme der Fuß eine intermediäre Position zwischen einem hominoiden arborealen Fuß und einem menschlichen, habituell bipeden Fuß ein.

In die Beurteilung von Stw 573 bezogen Clarke & Tobias (1995) als Vergleichsmaterial die Hadarfußknochen (*A. afarensis*), noch stärker aber den *Homo habilis*-Fuß OH 8 ein. Die Großzehe von Stw 573 war stärker abgespreizt als die von OH 8 und damit den Großaffen ähnlicher. Insgesamt war der vordere Bereich des Sterkfonteinfußes affenähnlicher als der des Olduvaifußes. Dagegen war die Affinität zu Mensch und Großaffe im hinteren Fußbereich bei Stw 573 und OH 8 umgekehrt.

Clarke & Tobias (1995) kommmen zu der phylogenetischen Einschätzung, daß der Fuß der frühesten südafrikanischen Australopithecinen (Stw 573) nur in einem geringen Grad vom Fuß des Schimpansen unterschieden ist (d.h. nicht weit von der gemeinsamen Wurzel von Schimpansen und Hominiden entfernt). Er befindet sich zusammen mit dem Hadarfuß (*A. afarensis*) in einer phylogenetischen Linie zum Menschen, wo der Übergang zuerst im Hinterfußbereich stattfand. Bei OH 8 (*Homo habilis*) begann diese Transition dagegen im Vorderfußbereich.

Diese phylogenetische Einschätzung muß aufgrund anderer Untersuchungsergebnisse hinterfragt werden. Die Beschreibung des Talus von Stw 573 durch Clarke & Tobias (1995) in nahezu allen Aspekten als menschenähnlich ist sehr überraschend. Zu den menschenähnlichen Merkmalen gehören ein erhöhter medialer Rand der Trochlea tali, eine nahezu vertikale Furche für die Sehne des langen Großzehenbeugers und das Fehlen einer Einkerbung im vorderen Bereich der medialen malleolären Gelenkfläche. Zu diesen Merkmalen kommt die Gesamteinschätzung der Talusform als gedrungen, verkürzt und mit einem kleinen Talushalswinkel. In letzterem Merkmal ähnelt Stw 573 mehr dem Menschen als OH 8. Lewis (1980) charakterisiert den OH 8-Talus auch als gedrungen und verkürzt. Er stellt ihn mit diesen Eigenschaften aber explizit in die Nähe der Großaffen, was Clarke & Tobias (1995) mit dem Sterkfonteintalus in diesen Merkmalen nicht getan haben. Hier besteht ein Klärungsbedarf.

Clarke & Tobias (1995) stellen eine Ähnlichkeit des Sprungbeines von Stw 573 (menschenähnlich) mit dem von AL 288-1 (*A. afarensis*) fest. Die Menschenähnlichkeit des Talus von AL 288-1 wird aber von Lewis (1989) deutlich bestritten. Lewis (1989) beurteilt die o.g. drei ersten Merkmale des Talus von Stw 573 bei AL 288-1as als großaffenähnlich (aber konträr zu der menschenähnlichen Beschreibung von Latimer et al. 1987, u.a. auch für den Verlauf der Furche für den langen Großzehenbeuger).

Die Frage, ob ein Längsfußgewölbe bei den frühen Hominiden vorhanden war, ist ebenfalls strittig und überhaupt schwierig zu beurteilen. Für *A. afarensis* und OH 8 wird es von einigen Autoren bejaht (Day & Napier 1964, Susman 1983, Langdon et al. 1991), während andere Untersucher dies für *A. afarensis* (Sarmiento 1991) und OH 8 (Lewis 1980) bestreiten . Das bei Stw 573 festgestellte mediale Längsfußgewölbe sollte deshalb als ein vorläufiges Ergebnis betrachtet werden, das einer Bestätigung durch andere Untersucher bedarf.

Glossar

arboreal: auf Bäumen lebend
Bipedie: Zweifüßigkeit, Gehen oder Laufen auf zwei Beinen
distal: vom Körper weg
habituell: gewohnheitsmäßig
lateral: seitlich, von der Mitte abgewandt
Lokomotion: Fortbewegung
medial: zur Mitte hin
Miozän: geologische Zeitepoche, Jungtertiär, obere Abteilung des Tertiär
multivariate Untersuchung: statistische Analyse, bei der mehrere Variablen gleichzeitig aufgearbeitet werden
OH: Abkürzung für Olduvai Hominid
postcranial: hinter dem Schädel gelegen, nicht zum Schädel gehörend
proximal: zum Körper hin
Stw: Abkürzung für Sterkfontein, West Pit

Die Fußknochen von *Australopithecus* und *Homo habilis* können als Ausdifferenzierung innerhalb eines Grundtyps gedeutet werden.

Mit der von CLARKE & TOBIAS (1995) festgestellten menschlichen Morphologie des Talus von Stw 573 läßt sich der Teilfuß aus Sterkfontein nicht leicht in eine phylogenetische Abstammungslinie zum Menschen kurz nach der Trennung der Hominiden von der zum Schimpansen führenden Linie einordnen. Multivariate Untersuchungen des OH 8-Talus (*Homo habilis*) und des Talus TM 1517, der *Australopithecus robustus* zugeordnet wird, weisen auf die größte Ähnlichkeit mit dem Orang-Utan unter den rezenten Primaten hin (LISOWSKI et al. 1974, 1976). LEWIS (1980) betont auf der Basis morphologisch-funktioneller Analysen eine Schimpansenähnlichkeit des OH 8-Talus (und des Talus von AL 288-1). Daraus ergibt sich, daß mit Stw 573 eine *Australopithecus*-Spezies (*A. africanus?*) vor 3-3,5 Millionen Jahren in einem sehr wichtigen Fußknochen (Sprungbein) an eine bipede Fortbewegung besser angepaßt gewesen ist, als ihre wesentlich späteren Nachkommen *A. robustus* (1-1,2 Millionen Jahre) und *Homo habilis* (1,8 Millionen Jahre). Mindestens ebenso plausibel erscheint die Deutung, daß diese frühen Hominiden (Stw 573, AL 288-1, TM 1517, OH 8) nicht eine phylogenetische Abstammungsgemeinschaft, sondern Ausdifferenzierungen eines Grundtyps darstellen.

Unbestritten besitzen die genannten frühen Hominiden bipede Anpassungen. Die Deutung dieser Merkmale als einen deutlichen evolutionären Schritt hin zur menschlichen Bipedie ist aber fraglich. Multivariate Untersuchungen haben gezeigt, daß zahlreiche hominide postcraniale Knochen aus dem Plio-Pleistozän sich sowohl von denen der Großaffen als auch von denen des Menschen unterscheiden und keine intermediäre Position zwischen beiden einnehmen. In einer Übersichtsarbeit zur Fortbewegung der frühen Hominiden zeigt BRANDT (1995), daß das Gesamtlokomotionsrepertoire der Australopithecinen und einiger Funde, die *Homo habilis* zugeordnet werden, auch als eine spezielle, heute nicht mehr beobachtbare Primatenanpassung verstanden werden kann.

Dank: Marion HÄBERLE danke ich für die Erstellung der beiden Abbildungen und Dr. Sigrid HARTWIG-SCHERER für Ratschläge und Verbesserungen.

Michael Brandt

Literatur

BRANDT M (1995) Der Ursprung des aufrechten Ganges. Neuhausen-Stuttgart, Edition Pascal.

CLARKE RJ & TOBIAS PV (1995) Sterkfontein Member 2 foot bones of the oldest South African hominid. Science *269*, 521-524.

DAY MH & NAPIER JR (1964) Hominid fossils from Bed I, Olduvai Gorge, Tanganyika. Fossil foot bones. Nature *201*, 969-970.

LANGDON JH, BRUCKNER J & BAKER HH (1991) Pedal mechanics and bipedalism in early hominids. In: Coppens Y & Senut B (eds) Origine(s) de la bipédie chez les hominidés. Cah. Paléoanthrop., CRNS, Paris, pp 159-167.

LATIMER B, OHMAN JC & LOVEJOY CO (1987) Talocrural joint in African hominoids: Implications for *Australopithecus afarensis*. Am. J. Phys. Anthrop. *74*, 155-175.

LEWIS OJ (1980) The joints of the evolving foot. Part III. The fossil evidence. J. Anat. *131*, 275-298.

LEWIS OJ (1989) Functional morphology of the evolving hand and foot. Clarendon, Oxford.

LISOWSKI FP, ALBRECHT GH & OXNARD CE (1974) The form of the talus in some higher primates: A multivariate study. Am. J. Phys. Anthrop. *41*, 191-216.

LISOWSKI FP, ALBRECHT GH & OXNARD CE (1976) African fossil tali: Further multivariate morphometric studies. Am. J. Phys. Anthrop. *45*, 5-18.

OLIWENSTEIN L (1995) New foot steps into walking debate. Science *269*, 476-477.

SARMIENTO EE (1991) Functional and phylogenetic implications of the difference in the pedal skeleton of australopithecines. Am. J. Phys. Anthrop. Suppl. *12*, 157-158.

SUSMAN RL (1983) Evolution of the human foot: Evidence from the Plio-Pleistocene hominids. Foot & Ankle *3*, 365-376.

Wie war „Lucy's" Körperhaltung beim zweibeinigen Gehen?

Die „klassische" Rekonstruktion von „Lucy" (AL 288-1), einem zu 40% erhaltenen Teilskelett, zeigt diesen *Australopithecus afarensis*-Vertreter in einer menschlich aufrechten Körperhaltung (WEAVER 1985, LOVEJOY 1988). Auch in einer neuen Serie des „Spiegel" (GROLLE 1995) zur Evolution des Menschen ist diese Rekonstruktion wiedergegeben. Sie ist durch (1) Hüftgelenke, die unterhalb der Darmbein-Kreuzbein-Gelenke liegen und (2) eine aufrechte vordere Begrenzung der Lendenwirbelsäule, speziell des dritten Lendenwirbels, charakterisiert.

In einer neuen Untersuchung des Beckens von „Lucy" auf der Basis verschiedener Rekonstruktionen kommt ABITBOL (1995) zu dem Schluß, daß diese Konstellation nicht möglich ist.

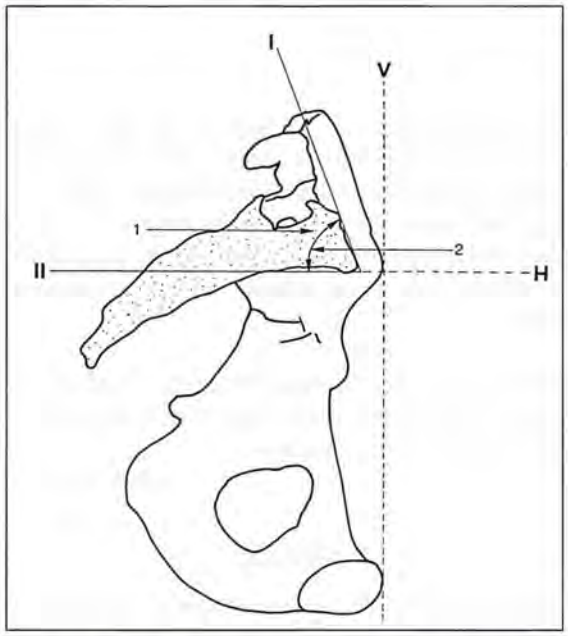


Abb. 1: Ansicht des Beckens von „Lucy" (AL 288-1) in aufrechter Körperhaltung aus der Innenperspektive (nach Abitbol 1995). In dieser Beckenposition liegt das Hüftgelenk unterhalb des Kreuzbein-Darmbein-Gelenkes. Parallel zur Ebene dieser Gelenke liegt die durch die Symphyse und die vorderen oberen Darmbeinstacheln gebildete Ebene. Letztere Ebene nimmt dadurch in aufrechter Körperhaltung bei „Lucy" ebenfalls eine vertikale Position ein. Die Vorderfläche des ersten Kreuzbeinwirbels ist horizontal ausgerichtet. Durch den großaffenähnlich hohen Promontoriumwinkel von 70 Grad ist die Basis des ersten Kreuzbeinwirbels mehr zur Vertikalen ausgerichtet. Aus diesen anatomischen Verhältnissen ergibt sich eine extrem hohe Wirbelsäulenkrümmung, die unter normalen Bedingungen beim Menschen niemals beobachtet wird. „Lucy" konnte deshalb keine menschlich aufrechte Körperhaltung (und Fortbewegung) gehabt haben. Abkürzungen: (1) erster Kreuzbeinwirbel, (2) Promontoriumwinkel, (I) Kreuzbeinbasis, (II) Vorderrand des ersten Kreuzbeinwirbels, (H) Horizontale, (V) Vertikale

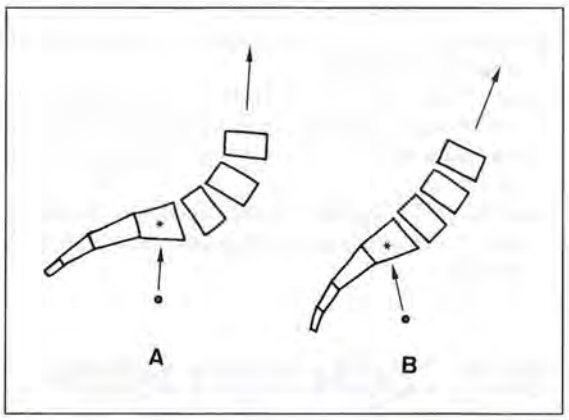


Abb. 2: Der Verlauf der unteren Wirbelsäule (hoher Promontoriumwinkel) von „Lucy" bei (A) menschlich aufrechtem Becken und aufrechter Wirbelsäule (3. Lendenwirbel) und (B) Becken und Wirbelsäule schräg ausgerichtet (nach Abitbol 1995). Der Stern in der Mitte des ersten Kreuzbeinwirbels stellt das Gelenk zwischen Kreuzbein und Darmbein und der schwarze Punkt das Zentrum des Hüftgelenkes dar. In einer menschlich rekonstruierten Körperhaltung ist die Lendenwirbelsäule von „Lucy" unphysiologisch stark gekrümmt.

Ein wichtiges Merkmal, das im Zusammenhang mit einer zweibeinigen aufrechten Körperhaltung und Fortbewegung steht, ist die Krümmung der Lendenwirbelsäule (Lordose). Abitbol (1995) hat diese Krümmung bei „Lucy" in aufrechter Körperhaltung zu rekonstruieren versucht.

Aus seitlicher Perspektive weist das Kreuzbein von AL 288-1 zwei Merkmale auf, die im Zusammenhang mit der Wirbelsäulenkrümmung stehen. (1) Die Vorderfläche des ersten Kreuzbeinwirbels steht senkrecht zur Ebene, die durch die Verbindung zwischen den Hüftgelenken und Kreuzbein-Darmbein-Gelenken gebildet wird. Dieses Merkmal ist menschenähnlich. Es hat wesentlich dazu geführt, die Wirbelsäule bei „Lucy" menschenähnlich vertikal zu rekonstruieren. (2) Der Winkel zwischen der Vorderfläche und der Basis des ersten Kreuzbeinwirbels (Promontoriumwinkel) ist aber mit 70 Grad so hoch wie bei den Großaffen (Abb. 1). Die Kombination beider Merkmale ergibt nun große Probleme mit einer menschenähnlich vertikal rekonstruierten Wirbelsäule.

Werden bei „Lucy" die Hüftgelenke unter die Darmbein-Kreuzbein-Gelenke verlagert, wie es in aufrechter Körperhaltung geschieht, dann ist die Vorderfläche des ersten Kreuzbeinwirbels horizontal und die Kreuzbeinbasis wegen des hohen Promontoriumwinkels mehr vertikal ausgerichtet. Dies hat eine extrem hohe Krümmung der Lendenwirbelsäule (70 Grad) zur Folge, die – außer unter pathologischen Bedingungen – 0beim Menschen niemals beobachtet wird (Abb. 2A). Beim Menschen beträgt dieser Winkel 39 Grad. Die Folgen einer solch extremen Lendenwirbelsäulenkrümmung wären z.B. ein Wirbelgleiten zwischen dem ersten Kreuzbeinwirbel und dem fünften Lendenwirbel und eine extreme Muskelbelastung, die erforderlich wäre, um den Oberkörper in eine gleiche vertikale Position wie das Becken zu bringen. Aus einer aufrechten Körperhaltung bei AL 288-1 folgt als weiteres Problem, daß das Promontorium (und die Lendenwirbelsäule) im Bereich der vorderen Bauchwand lokalisiert ist. Bei den Großaffen und beim Menschen ist das Promontorium dagegen Teil der hinteren Bauchwand (Abb. 3). Die Körperhaltung von „Lucy" kann aus diesen Gründen nicht menschlich aufrecht gewesen sein.

Nach Abitbol (1995) gibt es für „Lucy" prinzipiell drei Möglichkeiten der Körperhaltung mit einer geringeren Lendenwirbelsäulenkrümmung. Das Becken, nicht aber die Wirbelsäule könnten aufrecht gewesen sein. „Lucy" hätte damit eine teilaufrechte Körperhaltung wie die Schimpansen. Dafür spricht der hohe Promontoriumwinkel. Beim Aufstehen des Gorillas sind diese Verhältnisse umgekehrt (Wirbelsäule aufrecht, nicht aber das Becken). Energetisch ist dies aber sehr ineffektiv. Abitbol (1995) favorisiert einen Kompromiß zwischen diesen beiden Körperhaltungen mit ihren Extrempositionen. Bei dieser dritten Möglichkeit

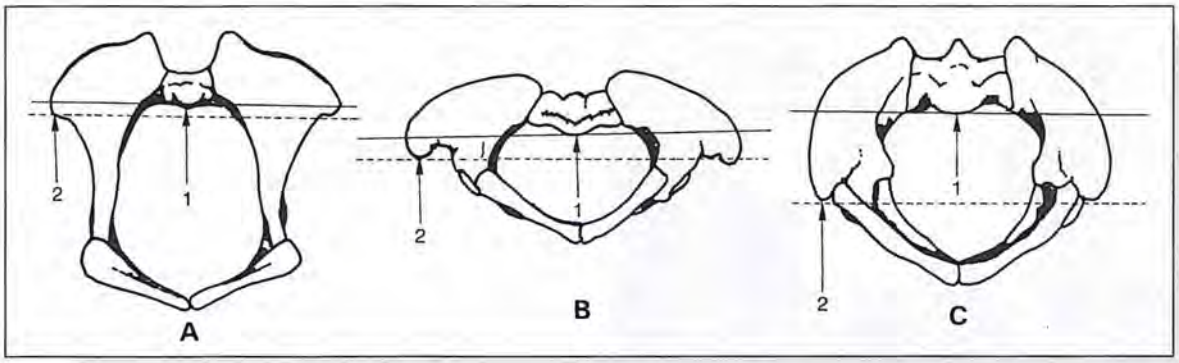


Abb. 3: Das Becken von (A) Großaffe, (B) AL 288-1 („Lucy") und (C) Mensch aus der Perspektive von oben (nach ABITBOL 1995). Bei den Großaffen sind das Promontorium und die oberen vorderen Darmbeinstachel nahezu in gleicher Höhe gelegen und ein Bestandteil der hinteren Bauchwand. Beim Menschen ist das Promontorium Bestandteil der hinteren und die vorderen oberen Darmbeinstachel Teil der vorderen Bauchwand. Bei „Lucy" sind die vorderen oberen Darmbeinstachel nur gering weiter vor dem Promontorium als bei den Pongiden lokalisiert. In aufrechter Körperhaltung sind die vorderen oberen Darmbeinstachel Bestandteil der vorderen Bauchwand und das Promontorium unmittelbar hinter der vorderen Bauchwand lokalisiert. Solche Verhältnisse werden beim Menschen unter normalen Bedingungen nicht beobachtet. Abkürzungen: (1) Promontorium des Kreuzbeines, (2) vorderer oberer Darmbeinstachel (Spina iliaca anterior superior)

sind Becken und Wirbelsäule nicht aufrecht (Abb. 2B).

In der mehr vertikalen Ausrichtung der Kreuzbeinbasis ist AL 288-1 den Quadrupeden sehr ähnlich und deutlich von *Homo sapiens* verschieden.

Zu schon bestehenden Argumenten gegen eine menschliche Körperhaltung und Fortbewegung der Australopithecinen (Übersicht siehe BRANDT 1995) hat ABITBOL (1995) ein weiteres wichtiges hinzugefügt.

Dank: Dr. Reinhard JUNKER danke ich für die Anfertigung der drei Abbildungen.

Michael Brandt

Literatur

ABITBOL MM (1995) Lateral view of *Australopithecus afarensis*: Primitive aspects of bipedal positional behavior in the earliest hominids. J. Hum. Evol. *28*, 211-229.

BRANDT M (1995) Der Ursprung des aufrechten Ganges. Neuhausen-Stuttgart, Edition Pascal.

GROLLE J (1995) Siegeszug aus der Sackgasse. Neue Knochenfunde vom Urmenschen und die Entstehung des *Homo sapiens* (I). Spiegel *42/95*, 218-239.

LOVEJOY CO (1988) Evolution of human walking. Sci. Am. *259*, 118-125.

WEAVER KL, BRILL DL & MATTERNES JH (1985) The search of our ancestors. Nat. Geog. *168*, 560-623.

Schnelle Artbildung bei der Gauklerblume [Mimulus] durch Variation von Blütenmerkmalen?

Nach gängiger Vorstellung entstehen neue Arten dadurch, daß geographisch getrennte Populationen über einen langen Zeitraum hinweg so lange durch Mutationen entstandene genetische Veränderungen erfahren, bis sie schließlich reproduktiv isoliert sind. Dabei ist es eine alte Streitfrage unter Evolutionsbiologen, ob die notwendigen Veränderungen auf eine Vielzahl von kleinen Mutationsschritten zurückgehen (Gradualismus) oder ob sie das Ergebnis weniger Mutationsereignisse von entsprechend großer Tragweite sind. Die Vorstellung der Kleinmutationen ist die klassische, weithin akzeptierte, wie sie auch von DARWIN vertreten wurde: „Natura non facit saltus" = „Die Natur macht keine Sprünge". Die Vorstellung der Großmutationen (sprunghafte Evolution) hat hingegen vergleichsweise wenige Anhänger.

In der anhaltenden Diskussion über diese wichtige Frage der Evolution kommt einer im August 1995 in *Nature* erschienenen Arbeit über die Gauklerblume *(Mimulus)* eine besondere Bedeutung zu. BRADSHAW und Mitarbeiter von der University of Washington in Seattle konnten durch Verwendung moderner genetischer Methoden erstmals in umfassender Form Ergebnisse vorlegen, die im Sinne schneller Artbildung interpretiert werden können. Ob dieses Beispiel repräsentativ ist, wird sich zeigen müssen. Immerhin dürften die Ergebnisse für viele Biologen sehr überraschend sein, da sie für Großmutationen und damit

Abb. 1: Ein einheimischer Vertreter der Gauklerblume: Mimulus guttatus.

sprunghafte Evolution sprechen und nahelegen, daß Artbildung grundsätzlich aufgrund weniger Mutationsschritte möglich ist. Die weitreichende Bedeutung der Publikation ist wohl auch der Grund dafür, daß diese im gleichen Band von *Nature* in der Rubrik „News and Views" durch J. A. COYNE ausführlich besprochen wurde. Dabei ist bemerkenswert, daß COYNE sowohl die von den Autoren formulierte Annahme einer schnellen Artbildung als auch die von ihnen vorgeschlagenen mutmaßlichen Schritte der Evolution mit Fragezeichen versieht.

Untersucht wurden zwei Arten von Gauklerblumen („monkeyflowers"), die in Teilen Nordamerikas nebeneinander (sympatrisch) vorkommen. *Mimulus lewisii* wird von Hummeln, *Mimulus cardinalis* von Kolibris bestäubt. Die Unterschiede in der Bestäubung reichen offenbar aus, die beiden Arten reproduktiv vollständig zu trennen. Denn es wurden trotz intensiver Suche und obwohl beide Arten über Monate hinweg gleichzeitig blühen, bisher keine Hybriden in der Natur gefunden. Bei künstlicher Bestäubung erweisen sich die beiden Arten jedoch als absolut kreuzungsverträglich. Die F_1 (1. Tochtergeneration) ist vital und fertil und liefert eine F_2 von erstaunlicher Diversität hinsichtlich ihrer Blütenmerkmale.

Die Blüten der beiden Arten unterscheiden sich durch 8 Merkmalspaare, die typische Anpassungen an den jeweiligen Bestäuber darstellen:

Die Blütenfarbe ist bei *M. lewisii* (L) blaßrosa, bei *M. cardinalis* (C) vor allem aufgrund höherer Anthocyankonzentration intensiv rot. Leuchtendes Rot ist für Vogelblumen typisch. Bienen und Hummeln nehmen die Farbe nur als Grauabstufung wahr.

Saftmale, das sind hier zwei durch Karotinoide bedingte, auf der Unterlippe bis in die Kronröhre hinein verlaufende gelbe Streifen, besitzt nur L. Der Farbkontrast kann gut von Bienen und Hummeln erkannt werden, die dadurch gleichzeitig optisch zum Nektar geleitet werden. Bei C fehlen die Saftmale, hier sind die Karotinoide diffus verteilt und tragen damit zur Intensivierung der Rotfärbung bei.

Die Kronröhre ist bei L weit geöffnet, bei C ist sie in Anpassung an den dünnen Kolibrischnabel als enge Röhre ausgebildet.

Die Kronblattzipfel sind bei L vorwärts gerichtet und stellen in Verbindung mit der weiten Kronröhre einen geeigneten Landeplatz für Hummeln dar, bei C stehen sie in Verlängerung der Kronröhre.

Nektar wird bei L nur wenig produziert, dafür ist er dort hoch konzentriert, bei C findet sich die 80fache Menge mit niedriger Konzentration.

Staubbeutel und Narben sind bei L in die Kronröhre eingeschlossen, wo sie durch die einkriechenden Hummeln berührt werden, bei C sind Staubfäden und Griffel so verlängert, daß sie aus der Röhre herausragen und so die Stirn der Kolibris berühren können.

Die genetische Analyse der beteiligten Gene wurde durch die Anwendung molekularbiologischer Methoden möglich, indem die Kopplungsgruppen durch die Zufallsvervielfachung von 153 polymorphen DNA-Abschnitten markiert wurden (RAPD = randomly amplified polymorphic DNA). Untersucht wurden die Individuen der F_2 nach Selbstbestäubung des Bastards zwischen *Mimulus lewisii* und *cardinalis*. Die Frage war nun, würden es viele oder nur wenige Gene sein, die an der Ausprägung eines Merkmals beteiligt sind? Die Ergebnisse sprachen eindeutig für letzteres. In einem Fall, nämlich bei den Saftmalen, erwies sich der Erbgang sogar als monogen (d. h. nur von *einem* Gen bedingt; die Situation bei L dominant über C), bei den anderen Merkmalspaaren kommt je einem einzigen Gen ein größerer Anteil der Merkmalsausprägungen zu. Bei der Weite der Kronröhre und Blütenbreite sind es z.B. je zwei additiv wirkende Gene. Einschränkend muß allerdings gesagt werden, daß nicht einzelne Gene, sondern Chromosomenabschnitte kartiert wurden und so die Möglichkeit bestehen könnte, daß eng benachbarte Gene gemeinsam an der phänotypischen Ausprägung beteiligt sind. Dies wird aber nicht für wahrscheinlich gehalten.

Somit sind die auffälligen Blütenunterschiede von *Mimulus* durch nur wenige Gene/Chromosomensegmente mit jeweils weitreichender Wirkung bedingt. Dies steht im Gegensatz zu früheren Vermutungen und zeigt, daß die Ausbildung von reproduktiven Isolationsmechanismen und damit die Entstehung biologischer Arten als Folge nur weniger Mutationsschritte, also innerhalb sehr kurzer Zeit denkbar ist. Darüber hinaus zeigt dieses Beispiel, daß auffällige morphologische Veränderungen durch wenige Mutationen verursacht werden können. Eine ähnliche, wenn auch nicht so dramatische Situation ist bei den Blütenfarben der Gattung *Geum* (Nelkenwurz, Familie Rosaceae) anzutreffen (GAJEWSKI 1957).

BRADSHAW und Mitarbeiter machen Vorschläge, wie ausgehend von der von Hummeln bestäubten *Mimulus lewisii* durch drei aufeinanderfolgende Mutationsschritte die vogelblütige *Mimulus cardinalis* entstanden sein könnte. 1. Die Karotinoide werden nicht auf die Saftmale beschränkt, sondern auf die gesamte Blüte verteilt. Dadurch wird die

Attraktivität für Bestäuber zugunsten der Kolibris verschoben. 2. Die Nektarmenge wird erhöht und bietet somit eine bessere Belohnung für die Vögel. 3. Der Griffel wird verlängert und bewirkt so eine bessere Effektivität der Bestäubung.

Großer Vorteil der Methode ist, daß die grundsätzliche Möglichkeit besteht, experimentell zu testen, inwieweit die mutmaßlichen Stadien der Mikroevolution von den fraglichen Bestäubern angenommen werden und entsprechend überlebensfähig sind.

Man darf wohl davon ausgehen, daß diese unauffällig erscheinenden, aber in ihrer Aussagekraft für die Evolutionsforschung bedeutungsvollen Untersuchungen weitere nach sich ziehen werden. Die Anwendung der neuen genetischen Kartierungsmethode macht dies möglich, und die partielle Testbarkeit vermuteter Abläufe ist ein gewaltiger Vorteil. Vogelbestäubung gibt es übrigens in der nordamerikanischen Flora bei 18 Familien und 39 Gattungen, und man nimmt jeweils an, daß dieser Bestäubungstyp von Bienen/Hummel-Bestäubung abzuleiten ist.

Für die Grundtypenbiologie sind die Untersuchungen an *Mimulus* und die hoffentlich bald folgenden Arbeiten mit ähnlicher Methodik ebenfalls von größter Bedeutung. Aus Sicht des Grundtypmodells sind die vorgelegten Ergebnisse und ihre Interpretionen durch BRADSHAW et al. geradezu zu erwarten. Denn im Rahmen dieses Modells wird davon ausgegangen, daß die ursprünglichen Populationen genetisch polyvalent waren, das heißt über ein Potential von Allelen mit deutlich unterschiedlichen Wirkungen verfügten. Diese könnten dann durch entsprechende Auswahl und Umkombination innerhalb weniger Generationen völlig verschiedene Phänotypen liefern. Genauso kann man die *Mimulus*-Ergebnisse sehen, wobei als Quelle für die unterschiedlichen Phänotypen nicht an neu entstehende Mutationen, sondern an bereits vorhandene Allele zu denken wäre. Tatsächlich können ja im geschilderten Beispiel der beiden *Mimulus*-Arten alle Unterschiede im Blütenbau durch allele Zustände von Genen erklärt werden. Allerdings muß auch im Rahmen des Grundtypmodells die Frage vorerst offenbleiben, ob bei 8 verschiedenen Merkmalspaaren und eventuell teilweise niedrigen Allelfrequenzen eine schnelle Umkombination möglich ist. Andernfalls müßte man Zwischenformen postulieren, die überlebensfähig waren, obwohl sie nicht optimal an einen der beiden möglichen Bestäuber angepaßt waren. Auch aus dieser Sicht ist mit Spannung zu erwarten, welche Überlebensfähigkeit die von BRADSHAW und Mitarbeitern im Rahmen ihres Modells angenommenen Zwischenstufen haben werden.

Herfried Kutzelnigg

Literatur

BRADSHAW Jr HD, WILBERT SM, OTTO KG & SCHEMSKE DW (1995) Genetic mapping of floral traits associated with reproductive isolation in monkeyflowers *(Mimulus)*. Nature *376*, 762-765.

COYNE JA (1995) Speciation in monkeyflowers. Nature *376*, 726-727.

GAJEWSKI W (1957) A cytogenetic study in the genus *Geum* L. Monogr. Bot. *4*,1-416.

Komplexe Symbiose zwischen Pilz und Landpflanze im Unterdevon

Die meisten heutigen Bedecktsamer (Angiospermen), einige Nacktsamer (Gymnospermen) sowie einige Farne, Moose und Schachtelhalme leben in einer hochspezialisierten Symbiose mit Pilzen aus der Ordnung der Endogonales (Zygomyceten). Sie wird als „vesikulär-arbuskuläre Mycorrhiza" (kurz: VAM) bezeichnet (Übersicht in WERNER 1987). Es handelt sich um eine intrazelluläre Symbiose (Abb. 1). Dabei dringen Hyphen (Zellfäden) des Pilzes (Mikrosymbiont) durch die Zellwand der Wurzelzellen der Wirtspflanze (Makrosymbiont) hindurch und bilden innerhalb der Wirtszelle Vesikel (geschwollene Pilzhyphen) und Arbuskeln (bäumchenartige, feine Verzweigungen von Hyphen) aus. Dabei wird aber die Zellmembran der Wirtszelle nicht zerstört. Durch solche Bildungen wird die Fläche der Wirtszellmembran um etwa das Dreifache erhöht.

Symbiosen sind durch Vorteile für beide Partner gekennzeichnet. Der auf eine organische Kohlenstoffquelle angewiesene („heterotrophe") Mikrosymbiont nimmt bei der VAM-Symbiose photosynthetisch gebildete Kohlenhydrate aus der Pflanze auf. Für die Pflanze ist das in aller Regel unproblematisch, weil Lichtenergie und CO_2 im Überschuß vorhanden sind. Pflanzen sind eher durch die Aufnahme von Mineralstoffen (Phosphate, Stickstoff, Spurenelemente) im Wachstum limitiert. Durch die außerordentlich große Fläche der Zellmembran der Mikrosymbionten-Zellfäden, welche außerhalb

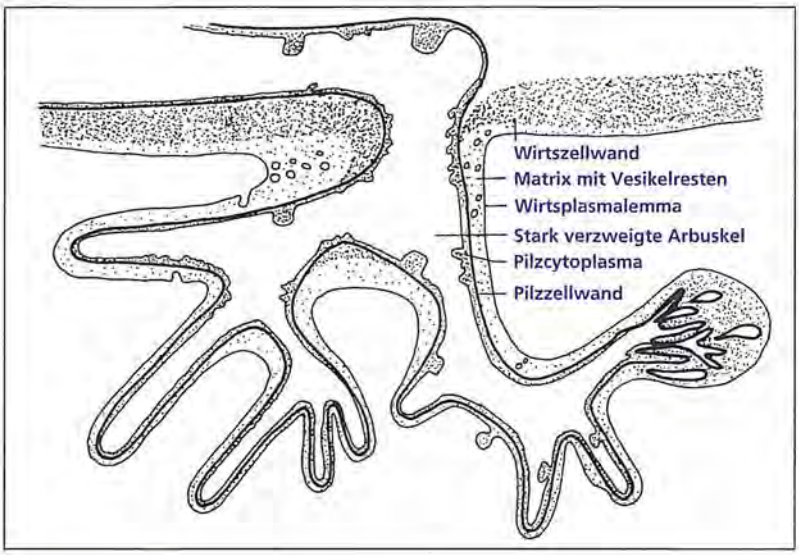
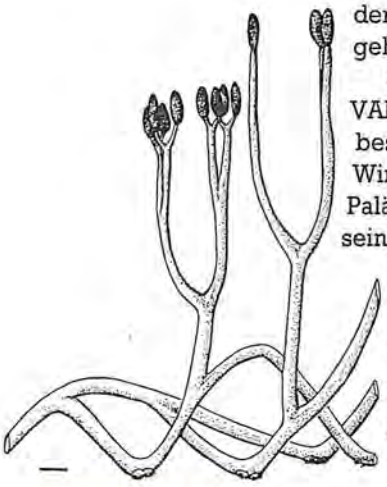


Abb. 1: Rekonstruktion einer Arbuskel (Nach WERNER 1987)

der Wirtszelle wachsen, verfügt der Pilz über einen Überschuß an solchen Mineralstoffen und kann diese im Gegenzug an seinen Wirt abgeben. Die VAM-Symbiose ist also für die Pflanze und den Pilz von Vorteil: Tausch von „Überschußwährung" gegen „Mangelwährung". Außerdem wird berichtet, daß der Pilz gebundene Nährstoffe aus dem Boden verfügbar machen kann, Pflanzenhormone bildet und die verstärkte Besiedlung des Wurzelbereiches (Rhizosphäre) der Pflanze durch positiv wirkende Bakterien begünstigt.

Es ist einsichtig, daß eine solche Symbiose komplexe Anpassungen von Mikro- und Makrosymbiont erfordert: Die einwandernde Pilzhyphe darf die Wirtszelle nicht zerstören (begrenztes Wachstum), die Wirtszelle hingegen darf die eingewanderte Hyphe nicht sofort als „Feind" bekämpfen, wie das bei parasitischen Pilzen geschieht. Die Differenzierung des Pilzes innerhalb der Wirtszelle in Vesikeln und Arbuskeln muß gesteuert und beschränkt werden. Der gegenseitige Nährstoffaustausch muß ebenfalls reguliert werden, wenn das System auf Dauer stabil bleiben soll. Die hierfür notwendigen genetischen Grundlagen der VAM-Symbiose sind allerdings weitgehend unbekannt.

Abb. 2: Die unterdevonische frühe Landpflanze Aglaophyton major, *in deren Cytoplasma Arbuskeln nachgewiesen wurden. Länge des Strichs: 1 cm (Nach EDWARDS 1986).*



Bis vor kurzem war die älteste VAM-Mycorrhiza an Cycadeen aus der Trias beschrieben (STUBBLEFIELD et al. 1987). Winfried REMY von der Forschungsstelle für Paläobotanik der Universität Münster hat mit seinen Mitarbeitern den Nachweis erbracht, daß diese Symbiose schon am Anfang des Fossilberichtes der Landpflanzen im Unterdevon auftaucht. In den bekannten Rhynie-Schichten des Unterdevons in Schottland wurden u.a. die frühen Landpflanzengattungen *Rhynia* und *Aglaophyton* gefunden. Die Autoren untersuchten *Aglaophyton major*-Exemplare (Abb. 2), deren zelluläre Strukturen durch Permineralisation (Einlagerung von Silikaten) erhalten geblieben sind. *Aglaophyton major* wurde unter seinem früheren Namen *Rhynia major* als Prototyp einfachster Landgefäßpflanzen bekannt. Die blattlose und gabelig verzweigte, bis ca. 20 cm große Pflanze weist eine Reihe typischer Gefäßpflanzenmerkmale auf: Spaltöffnungen, Cuticula, Festigungs- und Leitgewebe, Sporangien (Sporenbehälter) mit widerstandsfähigen Sporen. Vermutlich besaß sie einen farnartigen Generationswechsel (REMY et al. 1993). Es fehlen ihr allerdings echte Tracheiden, was zur Umbenennung führte (EDWARDS 1986); das Leitgewebe ist moosartig ausgebildet.

An 0,05 - 0,15 mm dicken Dünnschliffen konnten REMY und Mitarbeiter die typischen Strukturen von Arbuskeln im Zytoplasma von Achsenzellen nachweisen. Diese Arbuskeln sind morphologisch identisch mit denen heutiger arbuskulärer Symbionten (Basalteile und buschartige Verzweigungen). Verdickungen der Wirtszellwände in den Fossilien sind identisch zu solchen Bildungen bei heutigen VAM-Symbiosen und belegen die Wirtszellantwort auf die Besiedlung. Sie zeigen, daß es sich nicht um tote *Aglaophyton*-Zellen handelt, welche saprophytisch besiedelt wurden. Aus unterdevonischen Schichten sind aber andere saprophytische und parasitische Pilze bekannt, was auf ein vollständiges ökologisches Gefüge im terrestrischen Lebensraum des Unterdevons hinweist.

Die Autoren schließen aus ihren Befunden, daß eine „moderne" VAM-Symbiose bereits bei den ersten fossil bekannten und vergleichsweise gut charakterisierten Landpflanzen etabliert war. Man muß jedenfalls schließen, daß VAM-Symbiosen irgendwann davor (Ordovicium/Silur) entstanden sein müssen. Wie diese komplexen Symbiosen evolvieren konnten, bleibt jedoch nach Aussagen der Autoren noch spekulativ.

Siegfried Scherer & Reinhard Junker

Literatur

EDWARDS DS (1986) *Aglaophyton major*, a non-vascular land-plant from the Devonian Rhynie Chert. Bot. J. Linn. Soc. *93*, 173-204.

REMY W, GENSEL P & HASS H (1993) The gametophyte generation of some early Devonian land plants. Int. J. Plant Sci. *154*, 35-58.

REMY W, TAYLOR TN, HASS H & KERP H (1994) Four hundred-million-year-old vesicular arbuscular mycorrhizae. Proc. Natl. Acad. Sci. USA *91*,11841-11843.

STUBBLEFIELD SP, TAYLOR TN & TRAPPE JN (1987) Vesicular-arbuscular mycorrhizae from the Triassic of Antarctica. Am. J. Bot. *74*,1904-1911.

WERNER D (1987) Pflanzliche und mikrobielle Symbiosen. Thieme, Stuttgart.

Flechten mindestens fünfmal unabhängig entstanden

Gemeinsam sind wir stark – diesem Motto folgen Flechten, eine Symbiose (Lebensgemeinschaft) aus Algen und Pilzen, die beiden Partnern Nutzen bringt und die Besiedlung von Extremstandorten ermöglicht. Während der Pilzpartner für Wasser, Mineralsalze und Schutz vor starkem Sonnenlicht und vor schnellem Austrocknen sorgt, liefern die Algen Nahrung in Form von Kohlenhydraten. Folgt man evolutionstheoretischen Prämissen, muß diese Symbiose mindestens fünfmal unabhängig entstanden sein. Zu diesem Ergebnis kommen GARGAS et al. aufgrund von Sequenzanalysen der ribosomalen RNA der kleinen Untereinheit des Ribosoms (SSU rDNA) bei 75 repräsentativen Pilzarten, darunter 10 flechtenbildenden Arten. Dieses biochemische Merkmal erlaubt den Vergleich von Pilzen mit den Pilzpartnern von Flechten, was aufgrund morphologischer Merkmale oft schwierig ist. Die Autoren vermuten, daß sich die Zahl unabhängiger Entstehungen von Flechten bei Einschluß weiterer Pilzarten noch erhöhen wird.

Die den flechtenbildenden Pilzen nächstverwandten Gruppen weisen unterschiedliche Lebensweisen auf: parasitisch, als Mykorrhiza (Pilzwurzel) oder saprophytisch (Verwertung von Resten anderer Lebewesen). Der oft vorgeschlagene evolutionäre Trend vom Parasitismus zur gegenseitig fördernden Symbiose kann aufgrund der jetzt vorliegenden Ergebnisse (unterschiedliche Verwandtschaftsverhältnisse von Flechten mit Parasiten, Saprophyten oder Mykorrhizen) nicht allgemein plausibel gemacht werden. [GARGAS A, DEPRIEST PT, GRUBE M & TEHLER A (1995) Multiple origins of lichen symbiosis in fungi suggested by SSU rDNA phylogeny. Science *268*, 1492-1495] *RJ*

Frühe Landbesiedlung wirft neue Fragen auf

Unscheinbare Laufspuren von zwei kleinen länglichen Gliederfüßern mit zahlreichen Beinen – vielleicht Hundertfüßern ähnlich – beleben die Diskussion um den Zeitraum der Erstbesiedlung des Festlandes. E. W. JOHNSON und Mitarbeiter entdeckten diese Spurenfossilien in der Region des Lake District in der Barrowdale Formation des Ordoviziums, die auf etwa 460 Millionen Jahre datiert wird. Von den für die Abdrücke verantwortlichen Lebewesen fand sich keine Spur. Bei den Ablagerungen handelt es sich um Fluß- oder See-Sedimente; die Ablagerung auf dem Festland gilt als gut begründet. Damit muß die Besiedlung des Festlandes durch Tiere um mindestens 50 Millionen Jahre gegenüber bisherigen Vorstellungen vorverlegt werden. Diese Entdeckung paßt einerseits zur von Paläobotanikern gelegentlich geäußerten Vermutung einer frühen pflanzlichen Landbesiedlung bereits im Ordovizium (auch für die Pflanzenwelt gilt weithin die Silur/Devon-Grenze als Beginn der Festlandsbesiedlung), die allerdings vor dem Mittelsilur nur durch Sporenfunde und schwer deutbare sonstige Mikrofossilien belegt ist. Andererseits wirft sie dieselbe Frage auf, die auch Paläobotaniker beschäftigt, wie nämlich das weitgehende bzw. fast vollständige Fehlen von Makrofossilien von Landbewohnern in dieser frühen Zeit trotz ihrer mutmaßlichen (und durch den neuen Fund sehr gut belegten) Existenz erklärt werden kann. [SCHÜRING J (1995) Nat. Rdsch. *48*, 389-399; JOHNSON EW et al. (1994) Geol. Mag. *131*, 395] *RJ*

Massenaussterben als Startschuß für Auftreten neuer Baupläne?

Fördert das massenhafte Aussterben von Arten das Auftreten neuer Baupläne? Viele Biologen vertreten die Ansicht, daß ohne das Massenaussterben an der Kreide/Tertiär-Grenze die Erde noch immer von den Dinosauriern dominiert würde. Für das Tierreich scheint ein Zusammenhang zwischen Massenaussterben und Erscheinen neuer Tiertypen diskutierbar zu sein, nicht aber im Pflanzenreich. Denn vergleichbare Massenaussterbe-Ereignisse können im Pflanzenreich nicht nachgewiesen werden.Wo eine Korrelation zu Aussterbeereignissen in der Tierwelt nachweisbar ist, ist das Ausmaß des Aussterbens bei Pflanzen vergleichsweise gering (so z.B. im Oberdevon). Diese weitgehend übersehene Tatsache läßt den Zusammenhang zwischen Massenaussterben und Bildung neuer Taxa als fragwürdig erscheinen. Denn nach der oben erwähnten Argumentation im Falle der Dinosaurier dürfte es beispielweise keine Angiospermen (Bedecktsamer) geben, die ca. die Hälfte der heute lebenden und bekannten Pflanzenarten ausmachen. „If we do not have mass extinction in the fossil plant record, then why is our modern vegetation not dominated by lycopods or Bennetitales or the early gymnosperms?" (WILLIS & BENNETT) Dazu kommt noch, daß die umfangreicheren Veränderungen im Pflanzenreich zu anderen Zeiten eintraten als die größeren Änderungen im Tierreich. Evolutionär wird argumentiert, daß es eine andere treibende Kraft bei den Pflanzen gegeben haben

müsse, nämlich Konkurrenz und Selektion evolutionärer Linien auf Artniveau oder höherer taxonomischer Ebene. Was man sich darunter konkret vorzustellen hat, wird von den Autoren nicht näher erläutert. [WILLIS KJ & BENNETT KD (1995) Tr. Ecol. Evol. *10*, 308-309; RAYMOND A & METZ C (1995) Paleobiology *21*, 74-95] *RJ*

Quastenflosser doch kein Vorfahre der Landwirbeltiere?

Neuen Diskussionsstoff im Expertenstreit um den potentiellen Vorläufer der landbewohnenden Wirbeltiere liefern vergleichende molekulargenetische Studien am Quastenflosser (Gattung *Latimeria*) und den Lungenfischen (Dipnoi). Ausgehend von neuesten verhaltensbiologischen Erkenntnissen über *Latimeria* – eine biologische Sensation an sich, galt die Ordnung der Quastenflosser doch bis zur Mitte unseres Jahrhunderts seit etwa 80 Millionen Jahren als ausgestorben – verdichten sich die wissenschaftlichen Hinweise, diese urtümlich anmutenden, aber dennoch hochspezialisierten Knochenfische doch nicht als Bindeglied („missing link") zwischen Wasser- und Landwirbeltieren anzusehen. So deuten umfassende Studien mitochondrialer DNA (rRNA- und tRNA-Gene) eine engere phylogenetische Beziehung der Lungenfische als mögliche Schwestergrupppe zu den Tetrapoden (Landwirbeltiere) an. Andere, diesen Befunden z.T. widersprechende Analysen, u.a. der neurobiologischen Forschung, müssen vorsichtig interpretiert werden, weil sie entweder schon auf Interpretationen (z.B. vermutete Homologien) basieren oder unvollständiges Datenmaterial (Nichtberücksichtigung der Lungenfische oder Quastenflosser) zugrunde legen. Damit kristallisiert sich zugleich ein generelles Problem der konventionellen Rekonstruktion von Stammbäumen heraus, nämlich die Zuordnung längst ausgestorbener (und damit genetisch nicht mehr charakterisierbarer) Taxa zu bestimmten Organismengruppen allein aufgrund morphologischer Ähnlichkeiten. [MEYER A (1995) Tr. Ecol. Evol. *10*, 111-116] *AW*

„Konfuzius-Vogel" sorgt für Konfusion

Kürzlich in China entdeckte Vogel-Fossilien haben zur Aufstellung einer neuen Gattung mit dem Namen *Confuciusornis* geführt. Im Gegensatz zum berühmten „Urvogel" *Archaeopteryx*, der nach evolutionstheoretischer Vorstellung nur 10 Millionen Jahre älter eingestuft wird, hatte der „Konfuzius-Vogel" einen zahnlosen Hornschnabel wie alle heutigen Vögel. Insgesamt zeigt *Confuciusornis* eine Kombination ursprünglicher (z. B. nicht verschmolzene Fingerknochen) und fortschrittlicher Merkmale (z. B. Hornschnabel, isolierende Konturfedern). Wie *Archaeopteryx* kann auch der Konfuzius-Vogel nicht als direkter Vorfahr der heutigen Vögel angesehen werden. Er wird ebenfalls auf einen ausgestorbenen Seitenzweig des Vogelstammbaums eingeordnet. Wie es zur Ausbildung der bei ihm vorhandenen modernen Merkmale in so kurzer Zeit kam, ist unbekannt. [HOU LH (1995) A beaked bird from the Jurassic of China. Nature *377*, 616-618] *FZ*

Brütende Dinosaurier entdeckt

Eine Dinosaurierfundstelle in der Wüste Gobi ist in den letzten Jahren aufgrund ihres sensationellen Fossilschatzes berühmt geworden (vgl. 1), unter anderem, weil man dort auch Nester mit Dinosauriereiern gefunden hat. Nun wurde ein fast vollständig erhaltenes, knapp einen Meter durchmessendes Nest mit 15 je etwa 18 cm langen und 6,5 cm breiten Eiern gefunden (2). Ungewöhnlich daran war das darüber liegende Skelett eines *Oviraptor*, ein zu den Theropoda gehörendes, etwa 2 m langes Tier (Abb. 1). Zu dieser Gruppe gehört auch der bekannte *Tyrannosaurus*, aus ihr werden von manchen Paläontologen *Archaeopteryx* und die modernen Vögel abgeleitet. Aus der Lage des Skelettes läßt sich rekonstruieren, daß das erwachsene Tier so auf dem Nest lag, wie wir das von brütenden Vögeln kennen: Kopf und Schwanz ragten über das Nest hinaus, während die Beine sorgfältig unter dem Körper verschränkt waren. Es wurde wieder darauf hingewiesen, daß die Einbettung durch einen „gewaltigen Sandsturm so schnell" erfolgt sein

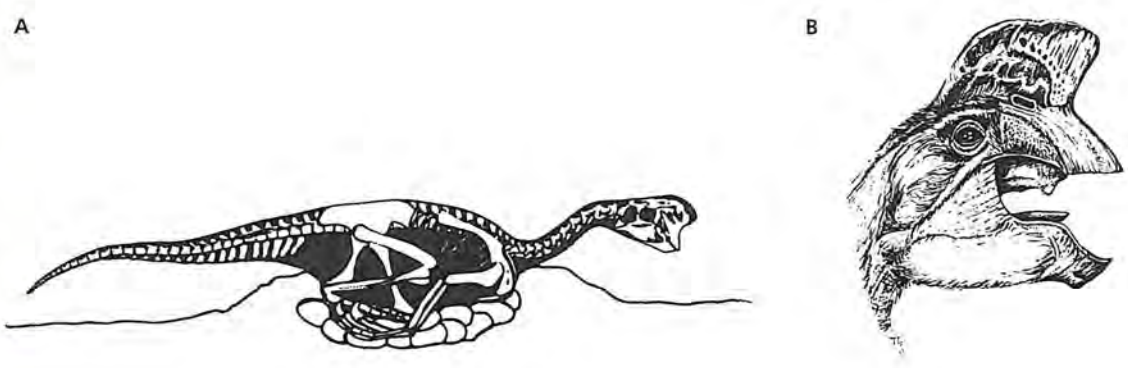


Abb. 1: A Rekonstruktion eines Oviraptor *auf seinem Nest. In dieser Stellung fürfte das Tier von der tödlichen Katstrophe überrascht worden sein. Nach* NORELL *et al. 1995 B: Rekonstruktion des Kopfes von* Oviraptor. *Das Tier besaß einen zahnlosen Schnabel und einen Knochenkamm, welcher dicht mit einem komplexen Muster von Hohlräumen durchzogen war. Nach G.* PAUL, *Nature 378 (1995) 765*

muß, „daß man den Eindruck eines im Brutvorgang schock-gefrorenen Tieres gewinnt" (3). Vielleicht kam das Tier aber nur während der Eiablage um und zeigte in Wirklichkeit gar kein Brutverhalten? Dagegen spricht, daß innerhalb des Körpers keine Eier mehr zu finden sind – die Eiablage war also beendet. Darüber hinaus sind die Eier in einem Kreis angeordnet, was zeigt, daß nach der Eiablage die sorgfältige Sortierung der Eier durch das Muttertier in Kreisform erfolgte, wie man das von heute lebenden Vögeln kennt. Daß eine zufällige Verdriftung eines *Oviraptor* so erfolgte, daß das Tier genau auf ein Nest zu liegen kam und dann in Brutposition eingebettet wurde, ist außerordentlich unwahrscheinlich. So scheint nun kein Zweifel mehr daran zu bestehen, daß diese Dinosaurierart, wie schon früher vermutet, tatsächlich ein vogelähnliches Brutverhalten aufwies. Allerdings kann dies nicht ohne weiteres als Beweis für Warmblütigkeit gewertet werden, weil das Sitzen eines Elterntieres auf dem Nest auch dem Schutz der Eier vor Räubern oder vor intensiver Sonneneinstrahlung dienen kann. [(1) Stud.Int.J. *2* (1995) 84. (2) NORELL NA, CLARK JM, CHIAPPE LM & DASHZEVEG D (1995) A nesting dinosaur. Nature *378*, 774-776. (3) WEISHAMPEL DB (1995) Brooding with the best. Nature *378*, 764-765] *SS*

Dinosaurier-Brutkolonie?

In der oberen Kreide der südlichen Pyrenäen wurden zahlreiche Reste von Dinosauriernestern entdeckt. Auf einer aufgeschlossenen Fläche von 6000 m^2 wurden in einer etwa 2 m mächtigen Sandsteinschicht die Überreste von Dinosauriernestern ergraben. Rund 20 Nester wurden gefunden, welche möglicherweise gleichzeitig angelegt waren. Sie waren nur rund 2,5 m voneinander entfernt. Da die Nester und Eier gut erhalten waren, schließen die Autoren auf eine Art Territorialverhalten der Tiere, welche in diesem Falle aber ihre Nester mindestens bewacht haben müßten. Die gesamte Schicht enthält Eierschalenbruchstücke, insgesamt etwa 0.5% des Gesteins. Eine Abschätzung ergibt, daß in 2m x 6000m^2 = 12000m^3 Gestein die Reste von rund 300.000 Eiern erhalten sind. Manches spricht dafür, daß die Dinosaurier diese Eiablagestelle (Brutkolonie?) über mehrere Fortpflanzungsperioden hinweg regelmäßig aufsuchten. [SANZ JL et al. (1995) Dinosaur nests at the sea shore. Nature *376*, 731-732] *SS*

Ein neuer Artbegriff

Zu den ungelösten Problemen der Biologie gehört der Artbegriff. Über ein Dutzend von Vorschlägen ist im Umlauf. Ziemlich klar scheint nur zu sein, daß es keinen für alle Organismen und Populationen in gleicher Weise passenden Artbegriff gibt. Der von SCHERER (1993) vorgeschlagene Grundtypbegriff ist bisher kaum kritisch diskutiert worden. Nun schlägt John MALLET einen neuen Artbegriff vor, die sog. „genetic cluster definition". Die Zugehörigkeit zu einer Art entscheidet sich danach an zwei Kriterien: Es sollten zwei verschiedene Arten anhand „morphologischer Cluster" erkennbar sein, und zwar daran, daß es nur wenige oder gar keine intermediären Formen zwischen Vertretern verschiedener Cluster gibt. Ebenso sollten auf der genetischen Ebene genetische Cluster abgrenzbar sein, die ebenfalls durch ein (weitgehendes) Fehlen oder ein Defizit intermediärer Konstellationen erkennbar sind.

Die Nicht-Anwendbarkeit dieser Definition bei allopatrischen (geographisch nicht zusammenhängenden) Populationen nimmt der Autor in Kauf; diese Situation sei eine Konsequenz der Evolution, die genauso auch die Biospezies-Definition betreffe. Nach der Cluster-Definition abgegrenzte Spezies können durchaus hybridisieren; die Speziesgrenzen werden dadurch nicht unbedingt verwischt, jedenfalls wenn aufgrund disruptiver (Populationen aufspaltender) Selektion die Hybriden benachteiligt sind. So können beispielsweise die berühmten Darwinfinken-Arten auch bei (inzwischen nachgewiesenem) Auftreten von Hybridschwärmen als eigenständig auseinandergehalten werden – eben auf der Basis morphologischer Clusterbildung, die selektiv kontrolliert wird. MALLET bezieht sich hier auf Untersuchungen von P. R. GRANT (1993).

Vorteile dieser Definition sind nach MALLET ihre eindeutige Anwendbarkeit bei unklaren Fällen der Abgrenzung nach dem Kriterium der Biospezies und der Morphospezies sowie die Anwendbarkeit auf Eu- und Prokaryoten. Die Probleme der Abgrenzbarkeit dürften sich damit allerdings nur verlagern, aber nicht grundsätzlich lösen. Der Cluster-Artbegriff reiht sich somit in die Reihe pragmatisch orientierter Artbegriffe ein, ohne eine scharfe Grenze zwischen Populationen angeben zu können. Eine Konsequenz des Konzepts ist die Möglichkeit der Fusion zweier zunächst aufgespaltener Spezies; Spezies können also nicht nur durch Aussterben, sondern auch durch Fusion verlorengehen.

Beim Prozeß der Artbildung ist der interessante Aspekt die Etablierung der Divergenz in zwei genetische Cluster, nicht dagegen die vollständige Unterbindung des Genflusses. Um Artbildung zu verstehen, muß geklärt werden, unter welchen Umständen disruptive Selektion den Genfluß zwischen Populationen hinreichend überlagern kann. [GRANT PR (1993) Phil. Trans. R. Soc. London Ser. B *340*, 127-139); MALLET J (1995) Tr. Ecol. Evol *10*, 1995, 294-299; SCHERER S (1993, Hg) Typen des Lebens. Berlin.] *RJ*

Schnelle Artbildung mit Hilfe von lautlosem Gesang

Die Schöpfungslehre ist an Beispielen schneller Artbildung innerhalb von Grundtypen interessiert. Einen Beitrag dazu könnten zahlreiche Insekten liefern, die sich bei der Paarung mit für den Menschen unhörbaren Gesängen verständigen. Durch Erschütterungen der Unterlage oder durch Luftschwingungen werden auf diese Weise Informationen ausgetauscht. Diese Art der Kommunikation ist wesentlich effizienter als die Verständigung mit akustischen Signalen. Durch die wesentlich geringere Reichweite des lautlosen Werbens werden weder Feinde noch Paarungskonkurrenten angelockt. Sowohl die Männchen als auch die Weibchen beteiligen sich an den stillen Duetten, die lange andauern können. Die Erkennungssysteme sind hochspezifisch; sie beruhen auf genetisch festgelegten Gesangsmustern. Werden diese nun durch eine Mutation eines einzelnen Gens geändert, kann sich, falls wenigstens ein Partner auf den veränderten Gesang reagiert, ein neues Gesangsmuster ausbreiten. Die Insekten mit dem neuen Gesang sind von den bisherigen Artgenossen isoliert (da sie sich mit ihnen nicht mehr verständigen können) – eine neue Biospezies ist entstanden, und zwar ohne geographische Trennung (sympatrische Speziation). In Laborexperimenten mit der Florfliege *Chrysoperla carnea* wurde nachgewiesen, daß tatsächlich nur zwei oder drei Gene an Veränderungen des Gesangsmusters beteiligt sind. Ist erst einmal eine Isolation aufgrund unterschiedlicher Laute eingetreten, können sich weitere genetische Änderungen ansammeln, ohne daß eine Vermischung der unterschiedlichen „Gesangsarten" eintritt (was ohne Gesangsunterschiede der Fall wäre), so daß sich schließlich auch morphologisch unterscheidbare Arten bilden. Die Gesangsisolation kann Artbildung also deutlich fördern oder überhaupt erst ermöglichen. [Henry CS (1994) Singing and cryptic speciation in insects. Tr. Ecol. Evol. *9*, 388-392.] *RJ*

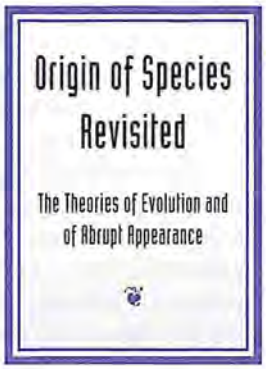
Durch prebiotische Chemie zur Lebensentstehung ? Neue Impulse ?

Vor 3 Jahren wurde bei der NASA (National Aeronautics and Space Administration) die Entscheidung für die Gründung einer Abteilung NASA Specialized Center of Research and Training (NSCORT) getroffen. Diese Abteilung zielt auf eine verstärkte Zusammenarbeit zwischen fünf Chemikern, im Forschungsbereich „origins of life" bereits etablierte Wissenschaftler und deren Arbeitsgruppen (20 Studenten). Sie sollen verstärkt Fragen im Zusammenhang der Lebensentstehung auf akademischem Niveau bearbeiten. Die beteiligten Wissenschaftler: G. Arrhenius (Scripps Institution of Oceanography), J. Bada (Scripps Institution of Oceanography), G. Joyce (Scripps Research Institute), S. Miller (University of California, San Diego) und L. Orgel (Salk Institute for Biological Studies) bearbeiten folgende Themenbereiche: Synthese von RNA-Vorläufermolekülen, organische Materie auf einer primitiven Erde, Evolution von Proteinsynthese aufgrund von RNA, Nukleotide auf der primitiven Erde und Katalyse der Nukleinsäure-Replikation durch Mineralien. Alle Beteiligten sind sich darüber einig, daß sie das Rätsel der historischen Lebensentstehung nicht lösen werden, äußern sich aber trotzdem optimistisch darüber, daß sie sich einer plausiblen Erklärung ständig annähern. „Life will be made in the lab", prognostiziert Joyce und fährt fort „There's a reasonable chance it will be made by the end of the decade. . . . It isn't something we need to talk about sitting in front of the fireplace sipping brandy. It's doable." Die NASA investiert pro Jahr fast 1 Million Dollar, wobei Miller betont, daß die Suche nach extraterrestrischem Leben auch Bestandteil des Programms ist. [Cohen J (1995) Science *270*, 1925-2926] *HB*

Weiterer Hinweis auf kontaminierte Dinosaurier-DNA

Der Nachweis von DNA aus Dinosaurierknochen (Woodward et al. 1994) war Anlaß zu kontroverser Diskussion. Die Behauptung der Autoren, daß sie fossile Dinosaurier-DNA isoliert und nachgewiesen hätten, wurde von einigen Diskussionsteilnehmern bezweifelt. Sie deuteten erste Hinweise an, daß es sich bei der Dino-DNA um eine Kontamination durch eine seltene Variante des menschlichen Cytochrom b handeln könnte (vgl. Binder 1995). Collura & Stewart (1995) fanden bei Untersuchungen von zellulärer Orang-Utan-DNA zwei verschiedene Cytochrom b-Pseudogene (codieren nicht für ein funktionelles Cytochrom b-Protein). Solche Pseudogene könnten bei Untersuchungen von fossiler DNA „alte" DNA vortäuschen, d.h. DNA wird aufgrund abweichender Sequenz als alt interpretiert. Collura & Stewart hatten in ihre Studie zu Vergleichszwecken auch humane DNA-Proben einbezogen. Ein Vergleich dieser Sequenzen mit denjenigen, die Woodward und Mitarbeiter veröffentlicht hatten, ergab, daß diese nahezu sicher auf Kontamination mit Cytochrom b-Sequenzen von Primaten, höchstwahrscheinlich menschlichen Pseudogenen zurückzuführen sind. [Binder H (1995) DNA aus fossilen Dinosaurierknochen? Stud. Int. J. *2*, 86-87; Collura RV & Stewart CB (1995) Insertions and duplications of mtRNA in the nuclear genomes of Old World monkeys and hominoids. Nature *387*, 485-489; Woodward SR, Weyand NJ & Bunnell M (1994) DNA sequence from Cretaceous period bone fragments. Science *266*, 1229-1232.] *HB*

W. R. Bird
The Origin of Species Revisited
The Theories of Evolution and of Abrupt Appearance
Nashville, Tennessee: Regency, 1991
(2 Bände, insgesamt xxxvi + 1114 Seiten)



„God is back" – auf diesen Nenner brachte ein Rezensent dieses zweibändige voluminöse Werk des Rechtsanwalts W. R. BIRD. Es ist jedoch keineswegs das Anliegen des Autors, die Rückkehr Gottes bekanntzumachen. Titel und Untertitel machen deutlich, worum es geht. „Origin of Species" ist ein Anklang an DARWINS epochemachendes Werk über die Abstammungslehre. Es geht einerseits darum, die Beweislage für die Evolutionslehre auf den Prüfstand zu nehmen, andererseits aber auch einen Konkurrenten der Evolutionslehre gegenüberzustellen und die Beweislage auch für diesen zu untersuchen. Der Konkurrent heißt allerdings nicht „Schöpfung", sondern „Theorie vom plötzlichen Auftreten", die der Autor von Schöpfungslehren unterschieden wissen will (Bd. I, S. 25). Die beiden Sichtweisen – kurz: „Evolution" und „plötzliches Auftreten" werden in ziemlich umfassender Weise einander gegenübergestellt: biologische Aspekte, biochemische Theorien (Auftreten erster Lebewesen) und astrophysikalische Vorstellungen (Weltallentstehung) werden abgehandelt. Das Buch liefert keine neuen Informationen – der Autor ist kein Naturwissenschaftler –, leistet aber durch das Zusammenfassen von Diskussionsschwerpunkten einen sehr wertvollen Beitrag zur kritischen Auseinandersetzung um die Evolutionslehre.

Unter „Evolution" versteht BIRD nicht nur die Mehrheitsmeinung der Synthetischen oder Neodarwinistischen Theorie, sondern faßt unter diese Rubrik auch die Theorie vom „unterbrochenen Gleichgewicht" (punctuated equilibrium), antiselektionistische Theorien und strukturalistische Auffassungen von Evolution. Gemeinsam ist diesen Theorien der reale Abstammungszusammenhang; das Verbundensein aller Lebewesen in einem einzigen Stammbaum (I, S. 135).

Mit „plötzlichem Auftreten" ist die „wissenschaftliche Theorie" gemeint, wonach das Universum, das erste Leben, die Pflanzen und Tiere unvermittelt und diskontinuierlich in komplexer Form auftreten im Gegensatz zum progressiven und letztlich allmählichen Auftreten nach der Evolutionstheorie (I, S. 6). Das „abrupte Auftreten" ist von der Theorie der Schöpfung zu unterscheiden. Im Gegensatz zur Schöpfungslehre sei die Basis der Theorie vom abrupten Auftreten nicht-religiös; es werde kein Bezug auf Gott, auf die Schöpfungstage, auf Adam und Eva, auf den Sündenfall, die Sintflut und andere biblische Inhalte genommen (I, S. 25, 478). Ebenfalls nicht zu verwechseln ist die Theorie des abrupten Auftretens mit der Theorie des punctuated equilibrium (s. o.), die BIRD als Variante der Evolutionstheorie betrachtet (wenn auch beide Sichtweisen auf ähnliche Daten Bezug nehmen, doch nimmt das p. e. letzlich eine kontinuierliche Evolution an).

Das Werk ist klar gegliedert und didaktisch gut aufgebaut. Die einzelnen Abschnitte schließen mit Zusammenfassungen, die auch als Einstiege und für einen ersten schnellen Überblick geeignet sind.

Auf einzelne Gebiete näher einzugehen, die der Autor abhandelt, würde den Rahmen einer Rezension bei weitem sprengen, doch soll wenigstens ein kurzer Überblick gegeben werden. Der Autor sieht ungenügende Erklärungen für Evolution und bessere Argumente für „abruptes Auftreten" (I, Kap. 2 und 3): Im Bereich der biologischen Evolution nennt er das systematisch abrupte Auftreten von Klassen und Stämmen im Fossilbericht, die systematischen Lücken zwischen höheren Taxa der Tier- und Pflanzenwelt, Daten aus der Vergleichenden Morphologie heutiger Lebewesen, den Informationsgehalt der Lebewesen, wahrscheinlichkeitstheoretische Betrachtungen, genetische Daten (die begrenzte Variabilität der Lebewesen) und die Taxonomie (Taxonomie kann unabhängig von der Evolutionstheorie erfolgreich betrieben werden). Der Autor kommt zum Schluß: „The biological theory of abrupt appearance is scientific, not religious, and includes at least seven scientific lines of affirmative support" (I, S. 103). Ähnliche Auflistungen und Schlußfolgerungen stellt der Autor zum Thema „Entstehung des ersten Lebens" (I, Kap. 4 und 5) und „Entstehung des Weltalls" (I, Kap. 6 und 7) zusammen. Kapitel 8 bietet eine Zusammenfassung von Band I.

Im zweiten Band verläßt der Autor die fachwissenschaftliche Ebene, um sich wissenschaftstheoretischen, religiösen, historischen und erziehungswissenschaftlichen Fragen zuzuwenden. BIRD setzt sich zunächst kritisch mit der vielfach vertretenen Auffassung auseinander, Evolution sei die einzige wissenschaftliche Theorie von den Ursprüngen (II, Kap. 9). Hier kontert der Autor wiederum unter Bezugnahme auf verschiedenste Autoren zuerst mit dem Nachweis, daß es gar keine allgemein akzeptierte Grenze zwischen Wissenschaft und Nicht-Wissenschaft gibt. Kurz: „Science is not simply whatever the dominant mode of culture declares to be science" (DOLBY; zit. II, S. 79). Abgehandelt werden u. a. die Kriterien „Erklärbarkeit mit Naturgesetzen", „Testbarkeit", „Falsifizierbarkeit" und „Vorläufigkeit". Beispielsweise könne wahre Wissenschaft nicht generell das Vorkommen nichtnaturalistischer Ursachen für beobachtete Phä-

nomene verbieten, sondern müsse dafür offen sein (II, S. 26f.); dies gelte insbesondere für vergangene Geschehnisse (II, S. 27, 35). Die dogmatische Festlegung der Übereinstimmung mit Naturgesetzen widerspreche zudem den o. g. Kriterien für Wissenschaftlichkeit (II, S. 30). Im weiteren (Kap. 10) legt der Autor dann systematisch dar, daß bei Anwendung der (zwar umstrittenen) Kriterien für „Wissenschaftlichkeit" die Theorie vom plötzlichen Auftreten ebenso wissenschaftlich oder nicht-wissenschaftlich sei wie die Evolutionstheorie. Beide Theorien erfüllen alle Kriterien teilweise, aber eben auch nur teilweise. Beide Theorien erfüllen nicht immer die Erfordernis der Übereinstimmung mit Naturgesetzen und sind nur teilweise testbar und falsifizierbar. Dies gelte besonders deshalb, weil Vergangenheit und Ursprung keinen direkten Forschungszugriff erlauben (II, S. 109-111).

Der nächste Themenblock (II, Kap. 12-15) widmet sich der Frage, inwieweit die Evolutionstheorie und die Theorie vom plötzlich Auftreten religiös sind oder sich auf einen Schöpfer berufen. Bird lehnt für beide Sichtweisen diese Kennzeichnung ab, stellt aber zugleich fest, daß beide in gleichem Maße offen sind für einen religiösen Unterbau und religiöse Interpretationen. So seien viele Evolutionstheoretiker ausgesprochen religiös und ihr Engagement im Kampf um Evolution und Schöpfung teilweise religiös motiviert (II, S. 314ff.). Umgekehrt könnten sogar Schöpfungstheorien nicht-religiös formuliert werden (II, S. 187, 319ff.). Der Autor resummiert diesen Block: „The theory of creation is not a Fundamentalist phenomenon, just as it is not a religious phenomenon in comparison with the theory of evolution and its substantial religious support" (II, S. 336). „In considering the history of the creation-evolution controversy, religious involvement has been no greater on the creationist side than on the evolutionist side" (II, S. 337).

Nach einem kurzen Abschnitt über politische Aktivitäten im Zusammenhang mit der Evolutionslehre folgen schließlich Ausführungen über Bildung und Unterricht über Ursprungstheorien. Der Autor fordert einen unzensierten Unterricht konkurrierender Ursprungstheorien und bemängelt die Einseitigkeit in der Bildung zugunsten der Evolutionstheorie in den meisten Bildungsstätten. Die Gegenüberstellung verschiedener Theorien lobt er als didaktisch wertvolle und bewährte Methode effektiven Lernens. Die Kontrastierung verschiedener Auffassung ermögliche besseren Lernerfolg als einseitige, dogmatische, indoktrinierende Belehrung (II, Kap. 17). Auch Band II wird mit einer ausführlichen Zusammenfassung abgeschlossen.

Das Buch ist eine Fundgrube von Quellennachweisen und Zitaten von unzähligen Forschern unterschiedlichster Auffassungen. Wer evolutionskritische Zitate sucht, kommt hier auf seine Kosten. Kreationisten werden nur sehr selten zitiert. Gleichwohl wird der schöpfungstheoretische Ansatz einige Male ohne Wertung erwähnt. Überhaupt befleißigt sich der Autor eines durchweg unpolemischen Stils; er scheint über der Sache zu stehen, auch wenn er offenbar viel Sympathie für das „plötzliche Auftreten" hat. Nach seiner Auffassung steht diese Theorie mit den Daten besser in Einklang als die Evolutionstheorie. Doch kämpft der Autor nicht für diese Sichtweise. Sein ausdrücklich formuliertes Anliegen ist vielmehr eine offene, nicht-reglementierte Diskussion. Es geht ihm um den Nachweis der Lebensfähigkeit und die durch Daten begründete Vertretbarkeit alternativer Positionen (I, S. 6). Er wendet sich umgekehrt gegen Dogmatismus und Monopolansprüche, da er sie sachlich für nicht gerechtfertigt hält.

Wer eine detaillierte Diskussion über das Für und Wider der beiden Sichtweisen erwartet, kommt trotz des großen Umfangs des Werkes zu kurz. Das beabsichtigt dieses Buch offenbar auch nicht. Vielmehr werden eher summarisch Deutungsweisen und Einwände zusammengestellt. Das ganze Buch hindurch geschieht das mittels längerer Zitate. Nicht immer ist das Buch allerdings auf dem aktuellen Stand der Diskussion; so fehlen beispielsweise in der Diskussion zur chemischen Evolution Stichworte wie „Ribozyme" und „RNA-Welt". Eine Bewertung der Pro- und Contra-Argumente erfolgt nicht; ein fachliches Urteil muß sich der Leser selber bilden; die umfangreichen Quellenangaben (über 5.000 Zitate auf viele Einzelabschnitte verteilt) ermöglichen dazu mehr als einen Einstieg. Der Autor dokumentiert also nur die unterschiedlichen Auffassungen und zeigt, daß die evolutionäre Sicht von vielen Nicht-Kreationisten abgelehnt wird und daß es faktisch eine breite Evolutionskritik in der etablierten wissenschaftlichen Fachwelt gibt, wie immer man sich zu ihr stellen mag.

Reinhard Junker

Günther A. Wagner: Altersbestimmung von jungen Gesteinen und Artefakten. Enke, Stuttgart, 1995 (X + 277 S.)

Teilt man die Datierungsmethoden der Geologie und Archäologie grob ein, so kann man von Uhren sprechen, die zur Bestimmung hoher geologischer Alter eingesetzt werden und Uhren, die relativ junge Alter ermitteln. Hohe Alter im Bereich zwischen wenigen Millionen und einigen Milliarden Jahren werden mit den bekannten radiometrischen Datierungsverfahren wie den Uran/Blei-Uhren, der

Stud. Int. J. 3 (1996), 46 – 48

Rubidium/Strontium- oder der Samarium/Neodym-Methode bestimmt. Die langsamen Zerfallsraten der betreffenden Mutterisotope lassen erst nach längerer Zeit eine analytisch nachweisbare Menge an Tochterisotopen entstehen.

Die herausragende Methode für junge Alter zwischen etwa 300 und 40.000 Jahren beruht auf dem Zerfall des in der Stratosphäre erzeugten Radiokohlenstoffs ^{14}C. Da die Produktionsrate aber u.a. von der Intensität der kosmischen Strahlung abhängt, bot erst die Kalibrierung mit den Daten der Dendrochronologie (Baumringanalyse), einem ebenfalls sehr wichtigen Verfahren, der ^{14}C-Methode ein einigermaßen sicheres Fundament.

Die jüngste geologische Formation, das Quartär (ungefähr 2 Millionen Jahre bis heute), entzog sich lange Zeit einer chronologischen Erfassung und noch heute sind viele Fragen ungelöst. Die methodische Entwicklung hat aber gerade in den letzten beiden Jahrzehnten erhebliche Fortschritte gemacht und gab so den Anlaß für das vorliegende Buch. Nach einer kurzen Einführung werden zunächst die Materialien vorgestellt, an denen Datierungen mehr oder weniger erfolgreich ausgeführt werden.

Um die Vielfalt zu verdeutlichen, seien einige Materialien genannt: Impaktgläser, Obsidian, Löss, Sand, Höhlensinter, Feuerstein, Tiefseesedimente, Böden, Verwitterungsrinden, Felszeichnungen, Keramik, Ziegel, künstliche Gläser, Torf, Holzkohle, Pollen, Textilien, Knochen, Zähne, Korallen, Muschelschalen, Getreidekörner und Wein. Wo immer geologische und biologische Prozesse oder menschliche Tätigkeit Spuren hinterlassen haben, können Datierungen versucht werden; selbstverständlich ist vorauszusetzen, daß die betreffenden Stoffe entweder abgeschlossen lagerten oder einer konstanten physikalischen bzw. chemischen Einwirkung ausgesetzt waren. Eine Variation der äußeren Einflüsse im Laufe der Zeit oder beispielsweise die Wiederverwendung von Baumaterialien sind für die Qualität der Datierung äußerst problematisch und oftmals nicht zu erkennen.

Der größte Teil des Buches ist den einzelnen Methoden gewidmet. Unter den Oberbegriffen: Radiogene Edelgase, Uranreihen, Kosmogene Nuklide, Partikelspuren, Strahlendosimetrie, Chemische Reaktionen sowie Archäo- und Paläomagnetismus, werden zuerst die Grundlagen der jeweiligen Methoden angerissen und dann Anwendungen diskutiert. Manchen Methoden kommt große Bedeutung zu: so gründen die zeitlichen Vorstellungen über die Hominidenentwicklung fast ausschließlich auf den Kalium/Argon-Altern von vulkanischem Material.

Viele Datierungen dienen nicht dem Zweck, einen verbindlichen Alterswert herauszufinden, sondern sind zunächst als Grundlagenuntersuchungen zu verstehen. Dies gilt beispielsweise für die vor drei Jahrzehnten eingeführte ^{10}Beryllium-Methode (S. 73-78). Obwohl schon auf viele Substanzen angewendet und trotz Verbesserung der Nachweisempfindlichkeit durch die sog. Beschleunigermassenspektrometrie (AMS), konnte das Erkundungsstadium noch nicht verlassen werden. Auch ein inzwischen etabliertes Verfahren wie die Thermolumineszenz (abgekürzt: TL; S. 140-156), „fordert immer wieder zu Grundlagenuntersuchungen heraus". Dennoch erfüllen die meisten Methoden wenigstens eine Voraussetzung: die Alterswerte korrelieren mit der geologischen bzw. archäologischen Abfolge. Damit sind relative Aussagen möglich, selbst wenn numerische vorläufig zurückgestellt werden müssen.

Die eiszeitlichen Klimaschwankungen, deren Nachweis und ihre möglichen Ursachen werden im abschließenden Kapitel: Erdbeben, Klima und Alter, behandelt. Als recht gut datierbar gelten die letzten rund 10.000 Jahre, wobei die ^{14}C-Methode in Verbindung mit der Dendrochronologie, sowie die Jahresschichtung der Eislagen und die rhythmischen Jahreslagen im Vorfeld der zurückweichenden nordeuropäischen Gletscher nach der letzten Eiszeit ein nahezu identisches Bild ergeben. Weiter zurück sind die jahreszeitlichen Spuren von den Eismassen verwischt worden, die Altersbestimmungen werden ungleich komplizierter und unterliegen relativen Kritierien.

Um die Schwierigkeiten aufzuzeigen, mit denen die Geochronologen im Detail zu kämpfen haben, soll hier noch einmal auf die Kalibrationskurve für die ^{14}C-Alter eingegangen werden. In bestimmten Zeitperioden, z.B. zwischen 800-400 und 2850-2600 v. Chr., nehmen die ^{14}C-Alter nicht zu, sie können entgegen steigenden Kalenderjahren sogar abnehmen (S. 85-88). Diese Perioden werden Suess-Wiggels genannt und hängen vermutlich mit zyklischen Änderungen der Sonnenaktivität zusammen. Hieran wird auch deutlich, wie wichtig eine internationale Zusammenarbeit und die Vereinbarung von Konventionen sind, nach denen die Datenauswertung zu erfolgen hat. Einfache „Ergebnisse" in Form von Jahreszahlen sind wertlos, wenn nicht genauestens nachvollzogen werden kann, wie sie erzielt wurden.

Insgesamt vermittelt das Buch eine vertiefende Gesamtschau der relevanten Datierungsmethoden. Die Erklärungen sind meist recht knapp gefaßt, Vorkenntnisse oder zumindest konkrete Fragestellungen sind für das Verständnis unbedingt erforderlich. Wer es noch genauer wissen möchte, kann sich anhand der umfangreichen Literaturliste weiter voranarbeiten. Besonders gut gefällt, daß der Autor stets die Abhängigkeiten zwischen den einzelnen Methoden unterstreicht und auf die Schwierigkeiten und derzeit offenen Fragen bei den Datierungsverfahren hinweist. Damit sind die potentiellen Anwender aufgefordert, so sorgfältig wie nur irgend möglich zu planen und die Ergebnisse kritisch zu würdigen. Bereits in der Einleitung wird

unter Hinweis auf die Fehlergrenzen der Verzicht auf den mißverständlichen Begriff der „absoluten" Datierungsmethoden erklärt. Die ermittelten Daten sind damit nicht etwa ungenau, sie müssen jedoch mit Umsicht interpretiert werden. Hier liegt vielleicht ein Kritikpunkt: Für die Leser, die sich, so wie der Rezensent, nur einen Überblick verschaffen wollen, wirken die vielen Einschränkungen und die Hinweise auf die bei den Datierungen zu berücksichtigenten Störfaktoren ein wenig ernüchternd.

Als vorläufiges Fazit über den Forschungsstand zu den Altersbestimmungen an jungen Gesteinen und Artefakten bleibt: Es ist beeindruckend, mit welchem Aufwand und vielfältigen Ansätzen zur Zeit daran gearbeitet wird, das Quartär chronologisch zu ordnen, d.h. die Lücke zwischen den „Langzeit- und Kurzzeit-Uhren" zu schließen.

Thomas Fritzsche

P. Smed und J. Ehlers: Steine aus dem Norden. Geschiebe als Zeugen der Eiszeit in Norddeutschland. Gebr. Borntraeger, Berlin-Stuttgart, 1994 (194 S.)

Mit 194 Seiten handelt es sich um kein voluminöses Werk und dennoch gelingt eine ungewöhnliche Synthese: Es ist ein „Buch über Steine", eine reich bebilderte Bestimmungshilfe und vermittelt gleichzeitig Grundlagen in Geologie sowie speziell über Gletscher und Eiszeiten. Das Buch handelt von den Geschieben, also der von den Gletschern der nordeuropäischen Vereisungen transportierten Sedimentfracht, die u.a. weite Teile Norddeutschlands bedeckt. Genauer geht es um die Leitgeschiebe; das sind die Gesteine, deren Herkunftsgebiet bekannt ist. Bis zu 10% des Materials sind Ferngeschiebe, die Heimat des Gesteins liegt in Schweden, Norwegen, Finnland oder den Ostseeinseln. Größere Gesteinsbrocken sind unter der Bezeichnung Findlinge allgemein bekannt.

Das Buch wurde von Jürgen EHLERS übersetzt und mit einigen Ergänzungen speziell für die deutschen Leser versehen. Die Originalausgabe erschien 1989 in Dänemark. Der Autor, Per SMED, ist Lehrer, was sich beim didaktischen Aufbau des Textes positiv bemerkbar macht. Nach den ersten drei Kapiteln verfügt man über genügend Anhaltspunkte, um sich einige Gesteine näher anzusehen und eine erste Einteilung in verschiedene Gruppen zu wagen. Das vierte Kapitel führt in die skandinavische Geologie ein und beschreibt die allmähliche Veränderung dieser Landschaft im Verlaufe geologischer Zeiträume. Da viele der magmatischen und metamorphen Gesteine aus dem Präkambrium stammen und deshalb nur selten relative Altersbeziehungen möglich sind, spielen die radiometrischen Datierungen eine zentrale Rolle. Um sich die Geologie des skandinavischen Untergrundes einzuprägen und mit den Steinen mehr zu verknüpfen als nur die Namen, sind die geologischen Altersangaben ausgesprochen hilfreich.

Anschließend werden die wichtigsten Vereisungsphasen mit ihrem charakteristischen Geschiebeinhalt und ihr Einfluß auf die Gestaltung der Landschaft behandelt. In der Frage der Geschiebezählungen beschränkt sich der Autor nicht auf eine Darstellung der Methoden, sondern hat angesichts der nach wie vor offenen Probleme einen eigenen Vorschlag. Schließlich wird die Geologie einiger Herkunftsgebiete in Skandinavien näher betrachtet. Spätestens hier ist das Buch dann doch recht speziell und auch für Fachleute eine gute Informationsquelle.

Auf den Tafeln im zweiten Teil des Buches sind rund 150 Gesteine abgebildet; die ausführlichen Beschreibungen auf den jeweils gegenüberliegenden Seiten weisen auf die Besonderheiten der Proben und die Unterscheidungskriterien von ähnlichen Gesteinen. Denn eines muß bei Gesteinen, die aus einem mehr oder weniger großen Komplex stammen, unbedingt bedacht werden: Das gleiche Gestein kann vor Ort ganz unterschiedliche Ausprägungen aufweisen. Wo diese nicht bekannt sind und nicht erkannt werden, verlieren die Proben ihren „Leitcharakter".

Bei alledem bleibt natürlich noch zu fragen, wie die Gletscher diese Mengen an Material über solch weite Strecken transportieren können, wie lange ein Felsbrocken unterwegs ist oder welcher Zeitrahmen für die gesamte Fracht zu veranschlagen ist. Diese Themen sind mehr von akademischem Interesse, eine Behandlung liegt diesem Buch fern. Immerhin regt es zum Fragen an und lädt die Leser zum Forschen und Suchen ein. So ist Wissenschaft nicht nur etwas für Studierte, keine Aneinanderreihung von Fachvokabeln, sondern bei etwas gutem Willen und Interesse jedem zugänglich.

Die zahlreichen Abbildungen gestatten vor allem auch dem Laien einen ersten Vergleich mit eigenen Fundstücken, selbst wenn die Theorie noch nicht „sitzt". Trotzdem ist Vorsicht geboten: Was sich in den Bildern so farbenprächtig ausnimmt, wird am trockenen Gestein kaum wiederzuerkennen sein. Erst die nasse Oberfläche der Gesteine bietet die Möglichkeit zum Vergleichen; am besten ist es also, während oder kurz nach einem Sprühregen am Geschiebestrand entlang zu wandern. Dann erschließt sich die Faszination Gestein in ihrer ganzen Schönheit.

Thomas Fritzsche

Rubidium/Strontium- oder der Samarium/Neodym-Methode bestimmt. Die langsamen Zerfallsraten der betreffenden Mutterisotope lassen erst nach längerer Zeit eine analytisch nachweisbare Menge an Tochterisotopen entstehen.

Die herausragende Methode für junge Alter zwischen etwa 300 und 40.000 Jahren beruht auf dem Zerfall des in der Stratosphäre erzeugten Radiokohlenstoffs ^{14}C. Da die Produktionsrate aber u.a. von der Intensität der kosmischen Strahlung abhängt, bot erst die Kalibrierung mit den Daten der Dendrochronologie (Baumringanalyse), einem ebenfalls sehr wichtigen Verfahren, der ^{14}C-Methode ein einigermaßen sicheres Fundament.

Die jüngste geologische Formation, das Quartär (ungefähr 2 Millionen Jahre bis heute), entzog sich lange Zeit einer chronologischen Erfassung und noch heute sind viele Fragen ungelöst. Die methodische Entwicklung hat aber gerade in den letzten beiden Jahrzehnten erhebliche Fortschritte gemacht und gab so den Anlaß für das vorliegende Buch. Nach einer kurzen Einführung werden zunächst die Materialien vorgestellt, an denen Datierungen mehr oder weniger erfolgreich ausgeführt werden.

Um die Vielfalt zu verdeutlichen, seien einige Materialien genannt: Impaktgläser, Obsidian, Löss, Sand, Höhlensinter, Feuerstein, Tiefseesedimente, Böden, Verwitterungsrinden, Felszeichnungen, Keramik, Ziegel, künstliche Gläser, Torf, Holzkohle, Pollen, Textilien, Knochen, Zähne, Korallen, Muschelschalen, Getreidekörner und Wein. Wo immer geologische und biologische Prozesse oder menschliche Tätigkeit Spuren hinterlassen haben, können Datierungen versucht werden; selbstverständlich ist vorauszusetzen, daß die betreffenden Stoffe entweder abgeschlossen lagerten oder einer konstanten physikalischen bzw. chemischen Einwirkung ausgesetzt waren. Eine Variation der äußeren Einflüsse im Laufe der Zeit oder beispielsweise die Wiederverwendung von Baumaterialien sind für die Qualität der Datierung äußerst problematisch und oftmals nicht zu erkennen.

Der größte Teil des Buches ist den einzelnen Methoden gewidmet. Unter den Oberbegriffen: Radiogene Edelgase, Uranreihen, Kosmogene Nuklide, Partikelspuren, Strahlendosimetrie, Chemische Reaktionen sowie Archäo- und Paläomagnetismus, werden zuerst die Grundlagen der jeweiligen Methoden angerissen und dann Anwendungen diskutiert. Manchen Methoden kommt große Bedeutung zu: so gründen die zeitlichen Vorstellungen über die Hominidenentwicklung fast ausschließlich auf den Kalium/Argon-Altern von vulkanischem Material.

Viele Datierungen dienen nicht dem Zweck, einen verbindlichen Alterswert herauszufinden, sondern sind zunächst als Grundlagenuntersuchungen zu verstehen. Dies gilt beispielsweise für die vor drei Jahrzehnten eingeführte ^{10}Beryllium-Methode (S. 73-78). Obwohl schon auf viele Substanzen angewendet und trotz Verbesserung der Nachweisempfindlichkeit durch die sog. Beschleunigermassenspektrometrie (AMS), konnte das Erkundungsstadium noch nicht verlassen werden. Auch ein inzwischen etabliertes Verfahren wie die Thermolumineszenz (abgekürzt: TL; S. 140-156), „fordert immer wieder zu Grundlagenuntersuchungen heraus". Dennoch erfüllen die meisten Methoden wenigstens eine Voraussetzung: die Alterswerte korrelieren mit der geologischen bzw. archäologischen Abfolge. Damit sind relative Aussagen möglich, selbst wenn numerische vorläufig zurückgestellt werden müssen.

Die eiszeitlichen Klimaschwankungen, deren Nachweis und ihre möglichen Ursachen werden im abschließenden Kapitel: Erdbeben, Klima und Alter, behandelt. Als recht gut datierbar gelten die letzten rund 10.000 Jahre, wobei die ^{14}C-Methode in Verbindung mit der Dendrochronologie, sowie die Jahresschichtung der Eislagen und die rhythmischen Jahreslagen im Vorfeld der zurückweichenden nordeuropäischen Gletscher nach der letzten Eiszeit ein nahezu identisches Bild ergeben. Weiter zurück sind die jahreszeitlichen Spuren von den Eismassen verwischt worden, die Altersbestimmungen werden ungleich komplizierter und unterliegen relativen Kritierien.

Um die Schwierigkeiten aufzuzeigen, mit denen die Geochronologen im Detail zu kämpfen haben, soll hier noch einmal auf die Kalibrationskurve für die ^{14}C-Alter eingegangen werden. In bestimmten Zeitperioden, z.B. zwischen 800-400 und 2850-2600 v. Chr., nehmen die ^{14}C-Alter nicht zu, sie können entgegen steigenden Kalenderjahren sogar abnehmen (S. 85-88). Diese Perioden werden Suess-Wiggels genannt und hängen vermutlich mit zyklischen Änderungen der Sonnenaktivität zusammen. Hieran wird auch deutlich, wie wichtig eine internationale Zusammenarbeit und die Vereinbarung von Konventionen sind, nach denen die Datenauswertung zu erfolgen hat. Einfache „Ergebnisse" in Form von Jahreszahlen sind wertlos, wenn nicht genauestens nachvollzogen werden kann, wie sie erzielt wurden.

Insgesamt vermittelt das Buch eine vertiefende Gesamtschau der relevanten Datierungsmethoden. Die Erklärungen sind meist recht knapp gefaßt, Vorkenntnisse oder zumindest konkrete Fragestellungen sind für das Verständnis unbedingt erforderlich. Wer es noch genauer wissen möchte, kann sich anhand der umfangreichen Literaturliste weiter voranarbeiten. Besonders gut gefällt, daß der Autor stets die Abhängigkeiten zwischen den einzelnen Methoden unterstreicht und auf die Schwierigkeiten und derzeit offenen Fragen bei den Datierungsverfahren hinweist. Damit sind die potentiellen Anwender aufgefordert, so sorgfältig wie nur irgend möglich zu planen und die Ergebnisse kritisch zu würdigen. Bereits in der Einleitung wird

unter Hinweis auf die Fehlergrenzen der Verzicht auf den mißverständlichen Begriff der „absoluten" Datierungsmethoden erklärt. Die ermittelten Daten sind damit nicht etwa ungenau, sie müssen jedoch mit Umsicht interpretiert werden. Hier liegt vielleicht ein Kritikpunkt: Für die Leser, die sich, so wie der Rezensent, nur einen Überblick verschaffen wollen, wirken die vielen Einschränkungen und die Hinweise auf die bei den Datierungen zu berücksichtigenten Störfaktoren ein wenig ernüchternd.

Als vorläufiges Fazit über den Forschungsstand zu den Altersbestimmungen an jungen Gesteinen und Artefakten bleibt: Es ist beeindruckend, mit welchem Aufwand und vielfältigen Ansätzen zur Zeit daran gearbeitet wird, das Quartär chronologisch zu ordnen, d.h. die Lücke zwischen den „Langzeit- und Kurzzeit-Uhren" zu schließen.

Thomas Fritzsche

P. Smed und J. Ehlers: Steine aus dem Norden. Geschiebe als Zeugen der Eiszeit in Norddeutschland. Gebr. Borntraeger, Berlin-Stuttgart, 1994 (194 S.)

Mit 194 Seiten handelt es sich um kein voluminöses Werk und dennoch gelingt eine ungewöhnliche Synthese: Es ist ein „Buch über Steine", eine reich bebilderte Bestimmungshilfe und vermittelt gleichzeitig Grundlagen in Geologie sowie speziell über Gletscher und Eiszeiten. Das Buch handelt von den Geschieben, also der von den Gletschern der nordeuropäischen Vereisungen transportierten Sedimentfracht, die u.a. weite Teile Norddeutschlands bedeckt. Genauer geht es um die Leitgeschiebe; das sind die Gesteine, deren Herkunftsgebiet bekannt ist. Bis zu 10% des Materials sind Ferngeschiebe, die Heimat des Gesteins liegt in Schweden, Norwegen, Finnland oder den Ostseeinseln. Größere Gesteinsbrocken sind unter der Bezeichnung Findlinge allgemein bekannt.

Das Buch wurde von Jürgen EHLERS übersetzt und mit einigen Ergänzungen speziell für die deutschen Leser versehen. Die Originalausgabe erschien 1989 in Dänemark. Der Autor, Per SMED, ist Lehrer, was sich beim didaktischen Aufbau des Textes positiv bemerkbar macht. Nach den ersten drei Kapiteln verfügt man über genügend Anhaltspunkte, um sich einige Gesteine näher anzusehen und eine erste Einteilung in verschiedene Gruppen zu wagen. Das vierte Kapitel führt in die skandinavische Geologie ein und beschreibt die allmähliche Veränderung dieser Landschaft im Verlaufe geologischer Zeiträume. Da viele der magmatischen und metamorphen Gesteine aus dem Präkambrium stammen und deshalb nur selten relative Altersbeziehungen möglich sind, spielen die radiometrischen Datierungen eine zentrale Rolle. Um sich die Geologie des skandinavischen Untergrundes einzuprägen und mit den Steinen mehr zu verknüpfen als nur die Namen, sind die geologischen Altersangaben ausgesprochen hilfreich.

Anschließend werden die wichtigsten Vereisungsphasen mit ihrem charakteristischen Geschiebeinhalt und ihr Einfluß auf die Gestaltung der Landschaft behandelt. In der Frage der Geschiebezählungen beschränkt sich der Autor nicht auf eine Darstellung der Methoden, sondern hat angesichts der nach wie vor offenen Probleme einen eigenen Vorschlag. Schließlich wird die Geologie einiger Herkunftsgebiete in Skandinavien näher betrachtet. Spätestens hier ist das Buch dann doch recht speziell und auch für Fachleute eine gute Informationsquelle.

Auf den Tafeln im zweiten Teil des Buches sind rund 150 Gesteine abgebildet; die ausführlichen Beschreibungen auf den jeweils gegenüberliegenden Seiten weisen auf die Besonderheiten der Proben und die Unterscheidungskriterien von ähnlichen Gesteinen. Denn eines muß bei Gesteinen, die aus einem mehr oder weniger großen Komplex stammen, unbedingt bedacht werden: Das gleiche Gestein kann vor Ort ganz unterschiedliche Ausprägungen aufweisen. Wo diese nicht bekannt sind und nicht erkannt werden, verlieren die Proben ihren „Leitcharakter".

Bei alledem bleibt natürlich noch zu fragen, wie die Gletscher diese Mengen an Material über solch weite Strecken transportieren können, wie lange ein Felsbrocken unterwegs ist oder welcher Zeitrahmen für die gesamte Fracht zu veranschlagen ist. Diese Themen sind mehr von akademischem Interesse, eine Behandlung liegt diesem Buch fern. Immerhin regt es zum Fragen an und lädt die Leser zum Forschen und Suchen ein. So ist Wissenschaft nicht nur etwas für Studierte, keine Aneinanderreihung von Fachvokabeln, sondern bei etwas gutem Willen und Interesse jedem zugänglich.

Die zahlreichen Abbildungen gestatten vor allem auch dem Laien einen ersten Vergleich mit eigenen Fundstücken, selbst wenn die Theorie noch nicht „sitzt". Trotzdem ist Vorsicht geboten: Was sich in den Bildern so farbenprächtig ausnimmt, wird am trockenen Gestein kaum wiederzuerkennen sein. Erst die nasse Oberfläche der Gesteine bietet die Möglichkeit zum Vergleichen; am besten ist es also, während oder kurz nach einem Sprühregen am Geschiebestrand entlang zu wandern. Dann erschließt sich die Faszination Gestein in ihrer ganzen Schönheit.

Thomas Fritzsche

Michael Brandt

Gehirn und Sprache

Fossile Zeugnisse zum Ursprung des Menschen

Pascal-Verlag Berlin, 1992. 93 S.; 35 Abb.; 10 Tab.
Format 16,5 x 24;

ISBN 3-927390-08-9, Bestell-Nr.: 899.808,
DM 18,– / sfr 19,–

Australopithecus, Homo habilis und *Homo erectus* werden als die wichtigsten Zwischenstufen in der Entwicklung zum modernen Menschen betrachtet. Die Zusammenschau der vorliegenden Ergebnisse zeigt, daß entgegen der verbreiteten Sichtweise der Evolution des Menschen als kontinuierlichem Entwicklungsprozeß die vorliegenden Daten eher ein diskontinuierliches Bild ergeben. Unumstrittene Übergangsglieder, die eine allmähliche Umwandlung eines menschenaffenähnlichen Gehirns in ein menschliches Gehirn belegen, wurden bisher nicht beschrieben.

Aus dem Inhalt:
Teil 1: Schädelinnenausgüsse fossiler Hominiden – Endocranialausgüsse – Zeugnisse vergangener Lebensformen – Schädelinnenausgußanalyse: Gehirnvolumen, Gehirnstruktur – Diskussion von Hirnsulcusmustern einiger fossiler Hominiden – Chancen und Grenzen der Paläneurologie für die Zuordnung fossiler Formen
Teil 2: Fossilien, Steinwerkzeuge und der Ursprung der menschlichen Sprache – Der Neandertaler als „connecting link" in der Sprachevolution? – Händigkeit, Hemisphärenlateralisation und Sprache – Kognitive Fähigkeiten und Werkzeugherstellung – Konnte die Hand von *Australopithecus* Werkzeuge herstellen?

Siegfried Scherer (Hg.)

Typen des Lebens

Pascal-Verlag, 1993, 257 Seiten, 88 Abb., zahlreiche Tab., Format 16,5 x 24;
Bestell-Nr. 899.812,
ISBN 3-927390-12-7,
DM 34,95/ sfr 36,50

Über die Abgrenzung von taxonomischen Kategorien wie Art, Gattung und Familie konnte bis heute keine Einigkeit erzielt werden.
Die Autoren von Typen des Lebens machen auf die bisher wenig beachtete Möglichkeit aufmerksam, Verwandtschaftskreise experimentell überprüfbar durch zwischenartliche Kreuzungen zu charakterisieren. Die darauf aufbauende, genetisch begründete Grundtyp-Kategorie ist der Spezies-Kategorie übergeordnet und liegt bei den bisher untersuchten Organismen aus dem Tier- und Pflanzenreich zwischen Gattung und Familie. Grundtypen repräsentieren klar voneinander abgegrenzte Gruppen.
Artbegriffen liegt gewöhnlich die Annahme zugrunde, daß Artbildung mit *Höherentwicklung* korreliert sei. Im Gegensatz dazu werden die Merkmalsverteilungen innerhalb der Artenfächer einzelner Grundtypen im Rahmen der Hypothese *genetisch polyvalenter* Stammformen gedeutet, aus denen durch Artbildungsprozesse genetisch weniger flexible Nachkommen entstanden sind.

Sigrid Hartwig-Scherer

Ramapithecus

Vorfahr des Menschen?

Pascal-Verlag Berlin, 1989, 63 Seiten, 20 Abbildungen, 8 Tabellen, Format 16,5 x 24;
Bestell-Nr. 79.751,
ISBN 3-927390-00-3,
DM 18,– /sfr 19,–

Die Arbeit zeichnet unter umfassender Berücksichtigung auch der neuesten Literatur die bisweilen verschlungenen Pfade nach, auf denen sich die Meinungen der Paläanthropologen bezüglich *Ramapithecus* und verwandter fossiler Formen in den letzten fünf Jahrzehnten bewegten: Ein faszinierendes Kapitel paläanthropologischer Forschung wird vor dem Leser ausgebreitet.

Ramapithecus, einst erster Hominide und damit früher Vorfahr des Menschen, entpuppt sich heute eher als Verwandter des asiatischen Menschenaffen Orang-Utan. Die Faktoren, welche für einen derart gravierenden Deutungswandel verantwortlich sein könnten, sind nicht nur für den Anthropologen interessant, illustrieren sie doch die grundsätzliche Abhängigkeit aller Fossildeutungen von den jeweils aktuellen evolutionstheoretischen Rahmenvorstellungen.

Aus dem Inhalt:
Geschichtlicher Überblick – Kritische Anfragen an verschiedene Rekonstruktionsversuche – Probleme der Merkmalswertung und Klassifikation – Einflüsse der Molekularbiologie – Neufunde aus der Türkei und Pakistan – Mögliche Verwandtschaft zum Orang Utan – Die chinesischen Fossilien aus Lufeng – Anhang mit Kurzbeschreibung der wichtigsten Funde und ausführlichem Glossar

Erhältlich im Buchhandel oder bei
SG Wort & Wissen • Rosenbergweg 29 • 72270 Baiersbronn
Telefon (0 74 42) 8 10 06 • Fax 8 10 08

INTEGRALE-LITERATUR

ISSN 0948-6135